



**ESTUDO POPULACIONAL DE *Campomanesia xanthocarpa* O.BERG (MYRTACEAE) NO
PARQUE ESTADUAL MATA DOS GODOY, LONDRINA, PR.**

José Antonio Pimenta

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo (a) candidato (a) José Antonio Pimenta e aprovada pela Comissão Julgadora.

11/11/98 Flávio Antônio Maes dos Santos

Orientador: Prof. Dr. Flávio Antonio Maes dos Santos

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

Campinas

1998



390094

Data da defesa : 11 de novembro de 1998

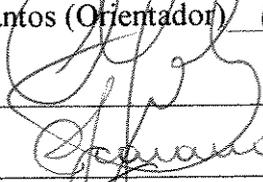
BANCA EXAMINADORA

TITULARES:

Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos (Orientador)



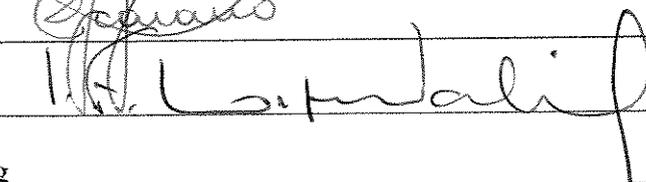
Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly



Prof. Dr. Fábio Rúbio Scarano



Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Valio



Profª. Dra. Jeanine Maria Felfili Fragg

SUPLENTES:

Prof. Dr. Moacyr Eurípedes Medri



Prof. Dr. João Semir

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Flavio A. M. dos Santos, pela amizade, dedicação, paciência e pela excelente orientação.

Ao Edmilson Bianchini, pelas inúmeras ajudas, por sua generosidade e desprendimento e sobretudo pela grande amizade.

Aos Profs. Drs. Fábio R. Scarano, Ivany F. M. Valio e Moacyr E. Medri, pelas contribuições que deram ao examinar a versão preliminar desta tese.

Ao Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly, pelas contribuições dadas quando ministrou sua disciplina em Londrina.

Aos amigos e meus procuradores em Campinas, Cláudio Müller e Rosana Martha Kolb, pelos inúmeros favores.

Aos meus primos e grandes amigos Antonio Donizete e Lourdes, pelas acolhidas em Campinas.

Aos vários amigos que de diferentes maneiras contribuíram para o meu doutoramento: Bela, Geraldo, Gladys, José Marcelo, Lygia, Marilda, Nelcy, Patrícia C. Lobo, Paulo Cypriano, Sandra e Waldemar.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

Aos diversos estagiários que ajudaram nos trabalhos de campo.

À Evanise

Às minhas filhas: Júlia e Paula

Aos meus pais e irmãos

DEDICO

ÍNDICE

Introdução geral	001
Metodologia geral	003
Região de estudo - Bacia do Rio Tibagi.....	003
Clima da Região de Estudo.....	005
Espécie estudada.....	005
Áreas de estudo.....	006
Delimitação das parcelas de estudo.....	007
Referências bibliográficas.....	010

Capítulo 1 - Relações alométricas de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) no Parque Estadual Mata dos Godoy-PR.

Abstract	014
Resumo.....	014
Introdução	015
Material e métodos	016
Resultados	017
Discussão	021
Referências bibliográficas	023

Capítulo 2 - Estrutura de tamanho da população de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do Parque Estadual Mata dos Godoy-PR.

Abstract	026
Resumo.....	026
Introdução	027
Material e métodos	027
Resultados	029
Discussão	034
Referências bibliográficas	036

Capítulo 3 - Dinâmica populacional de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do Parque Estadual Mata dos Godoy-PR.

Abstract	039
Resumo.....	039
Introdução	040

Material e métodos	041
Resultados	042
Discussão	049
Referências bibliográficas	051

Capítulo 4 - Estrutura espacial da população de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do Parque Estadual Mata dos Godoy-PR.

Abstract	054
Resumo.....	054
Introdução	055
Material e métodos	056
Resultados	057
Discussão	065
Referências bibliográficas	067

Capítulo 5 - Crescimento de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do Parque Estadual Mata dos Godoy-PR.

Abstract	071
Resumo.....	071
Introdução	072
Material e métodos	073
Resultados	074
Discussão	082
Referências bibliográficas	084

Capítulo 6 - Aspectos fenológicos de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do Parque Estadual Mata dos Godoy-PR.

Abstract	087
Resumo.....	087
Introdução	088
Material e métodos	089
Resultados	091
Discussão	101
Referências bibliográficas	104

Capítulo 7 - Herbivoria foliar de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do Parque Estadual Mata dos Godoy-PR.

Abstract	107
Resumo.....	107
Introdução	108
Material e métodos	109
Resultados	110
Discussão	114
Referências bibliográficas	116

Capítulo 8 - Tolerância à inundação em *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae): aspectos metabólicos.

Abstract	120
Resumo.....	120
Introdução	121
Material e métodos	122
Resultados	125
Discussão	127
Referências bibliográficas	130

Capítulo 9 - Tolerância à inundação em *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae): aspectos anatômicos e de desenvolvimento.

Abstract	134
Resumo.....	134
Introdução	135
Material e métodos	136
Resultados	138
Discussão	143
Referências bibliográficas	145

Considerações finais	148
-----------------------------------	------------

Introdução Geral

O Estado do Paraná com 200.000 Km² de extensão, possuía originalmente 85% de sua área coberta por formações florestais (Maack 1968). Esta cobertura atualmente está em torno de 5% da original, chegando a 1 a 2% ao norte do paralelo 24° e a oeste do meridiano 52°. Desta pequena percentagem, estão em vigilância apenas as 26 unidades de preservação do Estado que representam somente 0,1% da cobertura florestal original. De todo processo de degradação da cobertura florestal, o das matas ciliares tem sido bastante significativo pela extração de madeira, construção de barragens, carência de tratamento de esgotos domésticos e industriais, acúmulo de agrotóxicos, *etc.*

As matas ciliares são caracterizadas pela heterogeneidade florística e estrutural, que ocorre as vezes à curtas distâncias. Entretanto, a diversidade é bem menor quando se considera apenas as áreas sujeitas a inundações periódicas ou esporádicas, pois são poucas espécies que toleram este estresse (Joly 1991). Em face da importância destas matas por contribuir para a boa qualidade da água e manutenção da fauna aquática e terrestre. (Salvador 1987; Reichardt 1989), vários projetos de recomposição têm sido desenvolvidos (Martini 1982; Salis & Joly 1987; Rodrigues & Leitão Filho 1988). Esta importância levou a Universidade Estadual de Londrina a se juntar ao Consórcio Municipal para Proteção Ambiental da Bacia do Rio Tibagi (COPATI), financiados pela Klabin Fabricadora de Papel e Celulose, para desenvolver o projeto “Aspectos da Fauna e Flora da Bacia do Rio Tibagi” (Medri et al. 1991).

No Estado do Paraná, os poucos trabalhos botânicos com matas ciliares estão relacionados com a florística e fitossociologia, sendo boa parte destes desenvolvidos pelo projeto “Aspectos da Fauna e Flora da Bacia do Rio Tibagi” em remanescentes florestais representativos da região (Silva et al. 1992, Soares-Silva et al. 1992, Silva et al. 1996, Nakagima et al. 1997, Dias et al. 1998, Vieira et al. 1998). Para subsidiar o desenvolvimento e aplicação de uma metodologia adequada para recomposição de áreas florestais degradadas, devem ser conhecidas também características autoecológicas das espécies, considerando, entre outros, aspectos da dinâmica e estrutura populacional (Swaine et al. 1987, Oliveira et al. 1989, Marques 1994) e ecofisiológicos (Borchert 1980, Joly 1994, Pimenta et al. 1996).

Krebs (1972) definiu população como um grupo de organismos de uma mesma espécie, ocupando um espaço particular ao mesmo tempo. A população é parte da comunidade podendo influenciá-la diretamente. Para entender esta influência é importante conhecer a dinâmica das populações, que estuda as flutuações nos números de indivíduos marcados e observados a longo prazo o que ajuda nos conhecimentos dos processos de regeneração das populações (Brokaw 1987). Para isto é necessário estudar todas as etapas do desenvolvimento da espécie (Clark & Clark 1987)

Nas espécies arbóreas, a regeneração resulta de uma complexa interrelação de fatores bióticos e abióticos: a ação de dispersores, predadores de sementes, patógenos e herbívoros influenciam no padrão de distribuição das plântulas dentro de um ambiente que é heterogêneo no que diz respeito a luz, água e nutrientes do solo (De Steven 1988). Watkinson (1986) cita que a renovação das populações depende de fatores físicos e biológicos que atuam nas diferentes etapas do ciclo de vida, provocando modificações numéricas dos indivíduos no tempo e no espaço.

Embora escassas, informações sobre a reprodução de populações de plantas tropicais podem ser obtidas por observações fenológicas sistemáticas (Mantovani 1989). A fenologia estuda a ocorrência de eventos biológicos repetitivos e sua relação com mudanças no ambiente biótico e abiótico. Além da reprodução, os estudos fenológicos contribuem para o entendimento dos processos de estabelecimento e regeneração das espécies (Morellato & Leitão-Filho 1990).

Juntamente com a reprodução, a sobrevivência e crescimento são essenciais para a manutenção da população. É importante que se conheça como os indivíduos de diferentes idades, destinam seus recursos, por constituir uma estratégia de competição de primordial interesse demográfico (Sarukhán 1980).

Estudos de ecologia e fisiologia, são complementares e importantes porque ampliam o entendimento de como se comportam as espécies florestais. Kageyama & Viana (1991) relatam que para caracterizar espécies de diferentes grupos ecológicos, é importante o conhecimento de aspectos demográficos e ecofisiológicos. Especificamente com espécies arbóreas de matas ciliares, existem poucos estudos envolvendo demografia e ecofisiologia. Dentre estes, boa parte tem se preocupado com estratégias que espécies arbóreas de ambientes alagáveis apresentam para tolerarem esta condição (Lieberg 1990, Lobo 1993, Marques 1994), em função da importância destas espécies para recuperação florestal das margens dos rios.

Crawford & Brändle (1996), citam que a tolerância ao alagamento é um fenômeno multifacetado, podendo as plantas responderem de diferentes maneiras, dependendo da natureza e duração do estresse de oxigênio. Em face das várias funções das matas ciliares, estas precisam ser preservadas e reconstituídas nas áreas degradadas. Desse modo, a necessidade de um adequado manejo das áreas alagáveis para a manutenção da biodiversidade, evidencia a necessidade de se entender mais sobre as diferentes consequências da falta de oxigênio para as plantas, e as estratégias que estas desenvolveram para tolerar este estresse.

Entre as espécies que ocorrem em áreas alagáveis, existem aquelas que são exclusivas deste ambiente e outras que ocorrem tanto em áreas sujeitas ou não à inundação. No entanto, muito pouco se conhece sobre a dinâmica e estratégias de tolerância à inundação desenvolvidos por estas espécies.

Um dos maiores fragmentos florestais da Bacia do Rio Tibagi é o Parque Estadual Mata dos Godoy, PR (floresta estacional semidecidual). Este Parque apresenta diferentes tipos de

ambientes, como uma planície na porção norte, uma área bastante íngreme em direção à porção sul e áreas aluviais alagáveis na delimitação sul às margens do ribeirão dos Apertados. Existem espécies que não ocorrem em todas estas diferentes áreas, como *Aspidosperma polineuron* e *Euterpe edulis*, e outras que estão presentes em todo o Parque (Silveira 1993).

A partir destas observações levantou-se a seguinte hipótese: uma mesma espécie ocorrendo em diferentes locais do Parque, apresenta diferenças no comportamento populacional. Para testar esta hipótese, utilizou-se neste estudo *Campomanesia xanthocarpa*, uma espécie abundante em todo o Parque. Para isto procurou-se responder às seguintes questões:

- Como é a ecologia da população de *C. xanthocarpa* no Parque?
- Existem diferenças na ecologia da população de *C. xanthocarpa* entre áreas alagáveis e não alagáveis?

Além disso, para complementar os estudos de ecologia de população, procurou-se entender como esta espécie responde ao alagamento. Com este objetivo, em casa de vegetação foram desenvolvidos estudos ecofisiológicos de tolerância à inundação, para responder à seguinte questão:

- Qual ou quais as estratégias de tolerância à inundação desenvolvida por *C. xanthocarpa*?

Os resultados obtidos poderão contribuir com ações de manejo, conservação e recuperação de áreas degradadas da Bacia do Rio Tibagi e de outras próximas onde a espécie ocorre.

Para responder às questões levantadas, este estudo foi dividido em nove capítulos, sendo os sete primeiros relacionados as duas primeiras questões e os outros dois à terceira. Os capítulos são apresentados como trabalhos independentes com questões específicas, abordando os seguintes conteúdos: 1 - relações alométricas; 2 - estrutura de tamanho; 3 - dinâmica populacional; 4 - estrutura espacial; 5 - crescimento; 6 - fenologia; 7 - herbivoria; 8 - tolerância à inundação e metabolismo; 9 - tolerância à inundação e modificações morfoanatômicas e de crescimento.

Metodologia geral

Região de estudo - Bacia do Rio Tibagi: A bacia do rio Tibagi compreende uma área de aproximadamente 26.000 km², correspondendo a 13% da superfície do Estado do Paraná. O rio Tibagi, principal afluente da margem esquerda do Paranapanema, tem cerca de 550 km de extensão, com 65 afluentes e centenas de subafluentes. O ribeirão dos Apertados é um dos afluentes da margem esquerda do rio Tibagi e delimita a parte sul de um dos maiores remanescentes florestais desta bacia - o Parque Estadual Mata dos Godoy, onde o estudo foi desenvolvido (Figura 1).

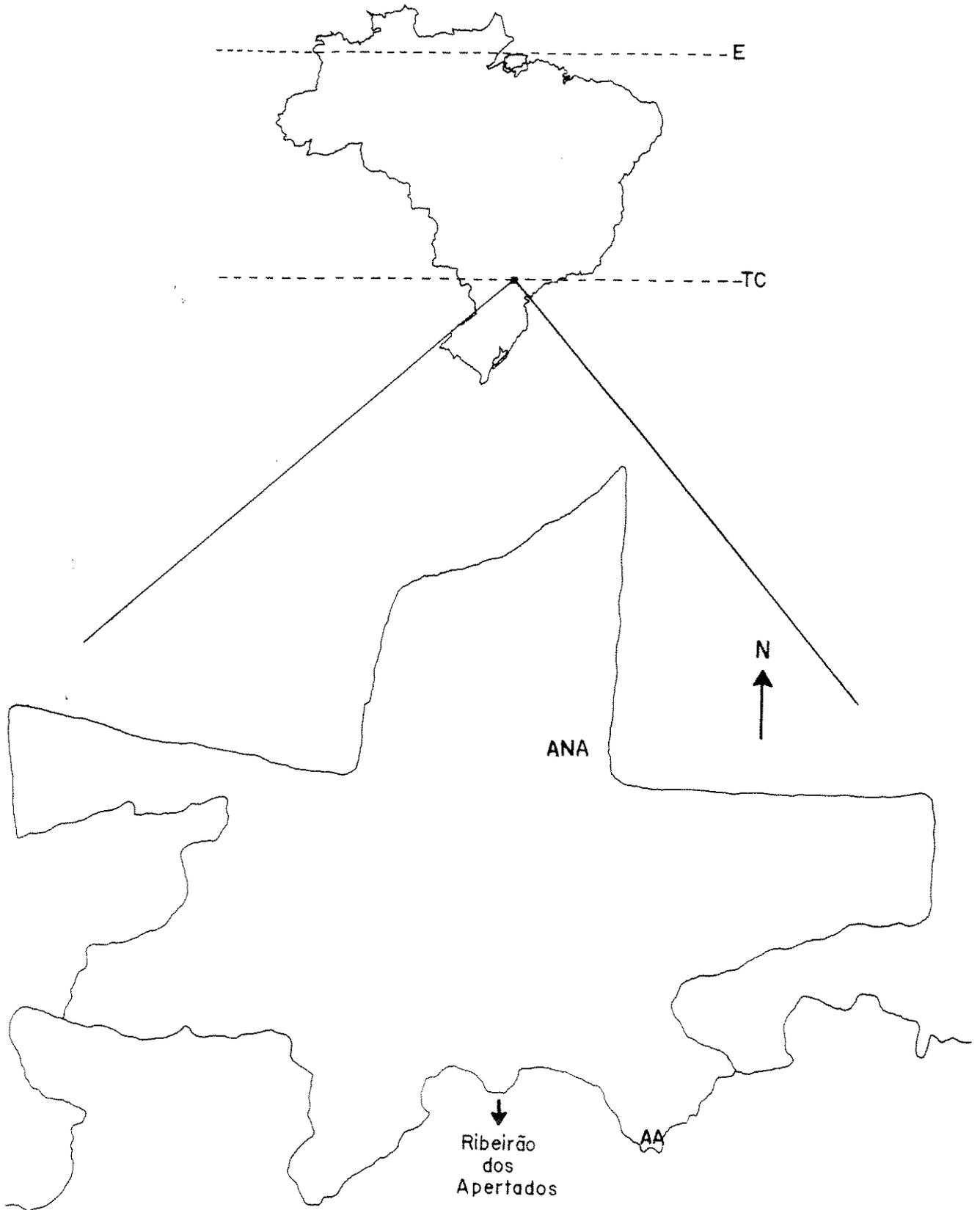


Figura 1. Localização do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR ($23^{\circ}27'S$ e $51^{\circ}15'W$). No detalhe o contorno do Parque com a indicação das áreas de estudo (X). E - Equador; TC - Trópico de Capricórnio; AA - área alagável; ANA - área não alagável.

Este Parque foi criado pelo Decreto Estadual número 5150, de 5 de junho de 1989, localiza-se no município de Londrina, Estado do Paraná, nas coordenadas 23°27' de latitude S e 51°15' de longitude W. Possui uma área correspondente a 680 hectares, encontra-se sob o Trópico de Capricórnio (Figura 1). Dista 15 km da cidade de Londrina e apresenta ótimas condições de preservação. Quanto ao relevo, apresenta-se como uma suave planície na porção norte com altitude em torno de 600 m, contando com algumas colinas paralelas com declive moderado na parte sul. A encosta destas colinas pode atingir o ribeirão dos Apertados formando elevados barrancos ou pode terminar em áreas aluviais com cerca de 10 a 30 m de largura com altitude em torno de 500 m, as quais estão sujeitas a inundações periódicas. A formação florestal é classificada como floresta estacional semidecidual (Silveira 1993).

Clima da região de estudo: Segundo a classificação de Köppen (1948) o clima da região é do tipo Cfa - clima subtropical úmido. A temperatura média anual é de 21°C. O mês de junho é o mais frio do ano (média de 16,4°C) e o mais quente é o mês de janeiro (média de 24,1°C). A média pluviométrica anual é de 1631,7 mm, sendo dezembro o mês mais chuvoso (233,4 mm) e o de agosto o menos (51,7 mm) (Figura 2). Estes dados meteorológicos foram obtidos junto ao Setor de Agrometeorologia do Instituto Agrônomo do Paraná - Londrina, PR, englobando o período de janeiro de 1976 a outubro de 1997.

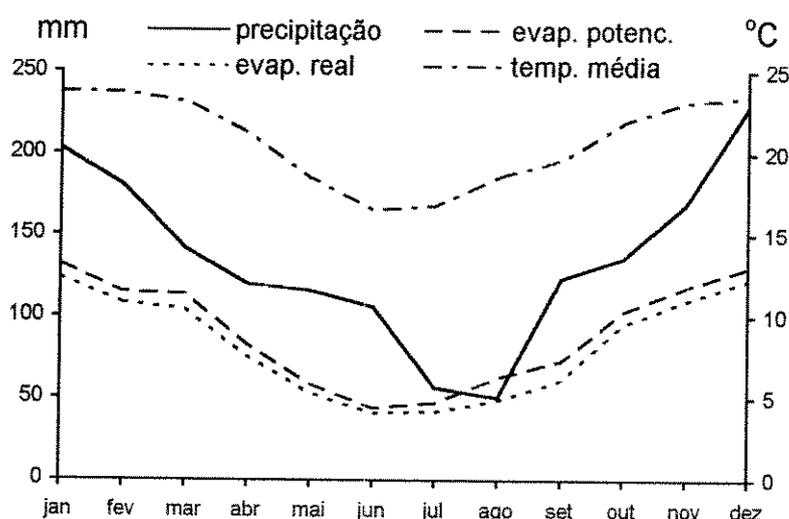


Figura 2. Diagrama climático para a região de Londrina, PR, no período de janeiro de 1976 a outubro de 1997.

Espécie estudada: *Campomanesia xanthocarpa* Berg. (Myrtaceae) é uma fanerógama arbórea, conhecida como gabirobeira ou gabiroba. É seletiva higrófito e mesófito até heliófito, sendo bastante freqüente, tornando-se abundante nos solos úmidos e compactos das submatas dos pinhais,

capões e matas de galeria, chegando por vezes, a ser uma das subdominantes nas submatas mais abertas, sobretudo em áreas onde os solos são bastante úmidos, tais como depressões dos terrenos ou proximidades de rios (Reitz 1977).

Árvore de dossel mediana de 10 a 20 m de altura e comumente de um diâmetro de 30 a 50 cm. Folhas opostas semidecíduais, simples, inteiras, pecioladas. Floresce durante os meses de setembro, outubro e novembro. Frutos maduros de outubro a dezembro (Reitz 1977).

Segundo Reitz (1977) esta espécie apresenta duas variedades que ocorrem em toda a região dos pinhais do planalto meridional do sul do Brasil. Na região da Bacia do Rio Tibagi ocorrem as duas variedades de *C. xanthocarpa*, a típica *xanthocarpa*, xanthos (amarelo) e carpos (fruto) e a variedade, que nesta região é bem mais abundante *malifolia*, malus (macieira) e folia (folha). A comparação com o fragmento típico estéril destes dois exemplares, não permite tirar conclusões que indiquem uma separação específica de *Campomanesia malifolia* Berg. (Reitz 1977). Neste estudo as análises foram feitas considerando a espécie, pois no campo verificou-se dificuldade de separação das variedades para indivíduos menores.

Além de sua abundância em todas as diferentes áreas do Parque Estadual Mata dos Godoy, *C. xanthocarpa* foi a escolhida para estudo também por ser uma arbórea de ocorrência comum na Bacia do Rio Tibagi. Das sete áreas de remanescentes de matas ciliares desta Bacia em que foram feitos estudos de fitossociologia, esta espécie foi a segunda em número de indivíduos na somatória total, sendo a única espécie que apareceu em todos os remanescentes, que são representativos de todas as regiões da Bacia (Silva et al. 1992, Soares-Silva et al. 1992, Silva et al. 1996, Nakagima et al. 1997, Dias et al. 1998, Vieira et al. 1998).

Áreas de estudo: Para avaliar a influência das variáveis abióticas, em especial o alagamento, sobre a ecologia da população de *C. xanthocarpa*, foram definidas no Parque duas áreas amostrais para estudo. A primeira denominada de área alagável (AA) se localizava às margens do ribeirão dos Apertados, em terreno plano e sujeito a inundações periódicas (Figura 1). Para quantificar a profundidade do lençol freático, foram instalados cinco piezômetros que constituíam de cinco tubos de PVC com 1,5 m de comprimento, com as paredes perfuradas para permitir o livre fluxo da água. quizenalmente, media-se a profundidade do lençol freático com o auxílio de um metro de carpinteiro. Em geral, o lençol apresentou-se com mais de um metro de profundidade, exceto no verão de 1997, quando ocorreu o alagamento na área (Figura 3). O solo foi classificado como latossolo roxo hidromorfizado na base, sendo bastante argiloso e medianamente ácido (Silveira 1993).

A segunda denominada área não alagável (ANA) se localizava na região norte do Parque (espigão) distando cerca de 2 km do ribeirão dos Apertados (Figura 1). O solo é tipicamente argiloso, bem acentuadamente drenado, com teores de acidez que variavam de médio a alto e

média capacidade de troca catiônica, sendo classificado como latossolo roxo eutrófico. Maiores detalhes da composição química do solo podem ser encontrados em Silveira (1993).

Foram feitas determinações de temperaturas máximas e mínimas nas duas áreas durante o estudo, onde se observou que a amplitude térmica é maior na AA quando comparada com ANA (Figura 4).

Delimitação das parcelas de estudo: Para estudar os vários aspectos da biologia de população de *C. xanthocarpa*, demarcou-se na AA 50 parcelas de 100 m² (10 m x 10 m), totalizando 5000 m² (0,5 hectare). Em face das áreas alagáveis do Parque serem restritas e descontínuas, foram alocados 3 grupos de 16, 18 e 16 parcelas contíguas (Figura 5).

Na área não alagável, foram demarcadas 100 parcelas de 100 m² (10 m x 10 m) totalizando 10000 m² (1 hectare). Metade destas parcelas foram alocadas contiguamente formando um retângulo de 50 m por 100 m, o qual foi chamado de ANA1. A outra metade foi distribuída segundo o esquema de alocação das parcelas da AA, e foi denominada de ANA2 (Figura 5). As três áreas foram analisadas separadamente, possibilitando verificar se a forma de distribuição das parcelas influenciaria nos resultados e se o comportamento da espécie era mais semelhante entre ANA1 e ANA2 quando comparadas a AA.

Bianchini (1998) avaliou o índice de cobertura em cada parcela aqui estudada e observou variações na cobertura do dossel dentro e entre as áreas. A AA apresentou um dossel mais heterogêneo, mais aberto e com maior deciduidade que as ANA.

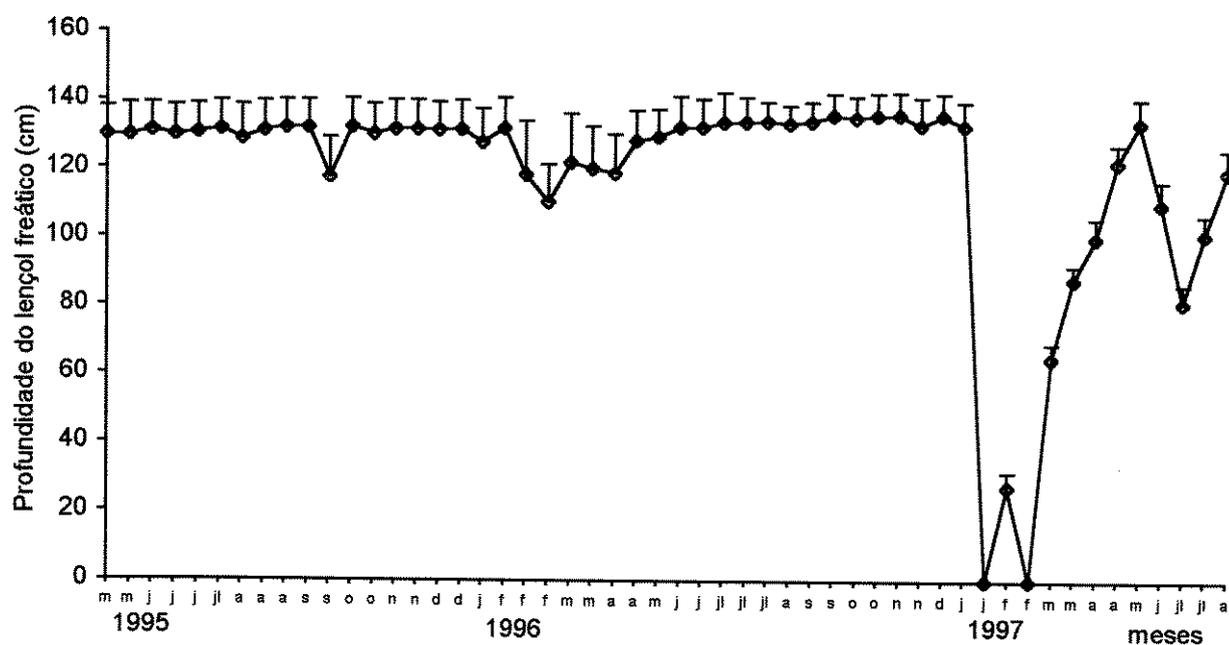


Figura 3. Variação média na profundidade do lençol freático medida em cinco poços piezométricos na área alagável (AA) do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR no período de maio/95 a agosto/97. A barra vertical em cada ponto indica o desvio padrão.

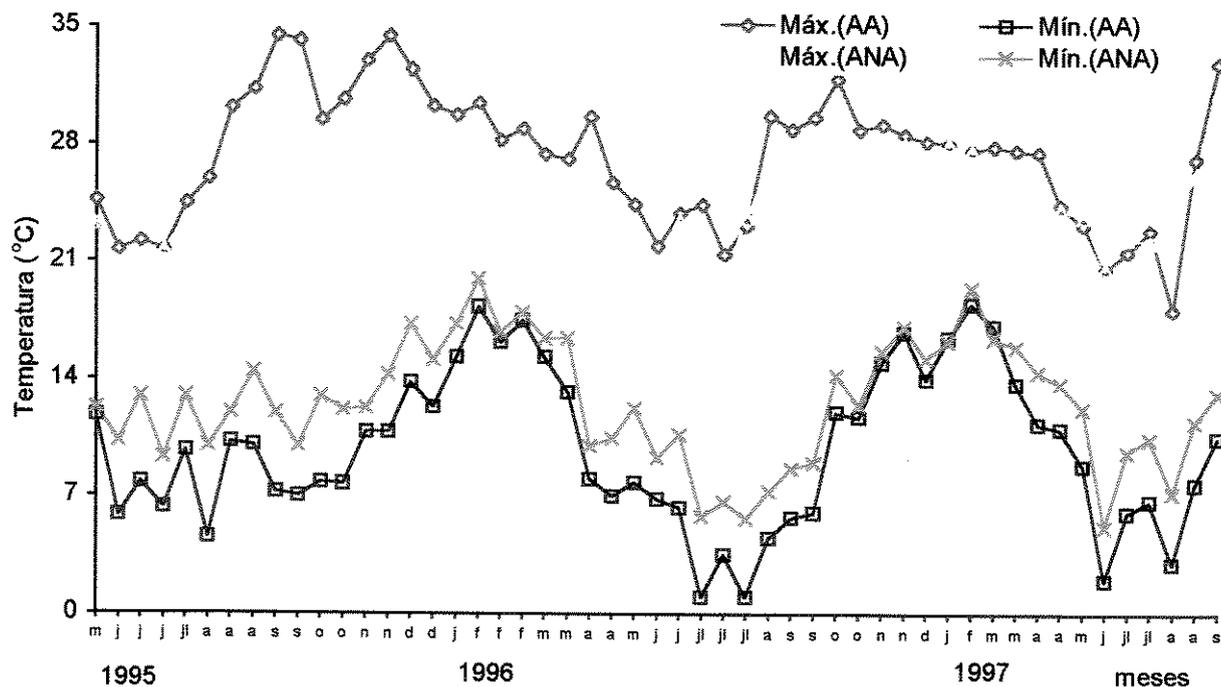


Figura 4. Temperaturas máximas e mínimas das áreas alagável (AA) e não alagável (ANA) do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR., no período de maio/95 a agosto/97.

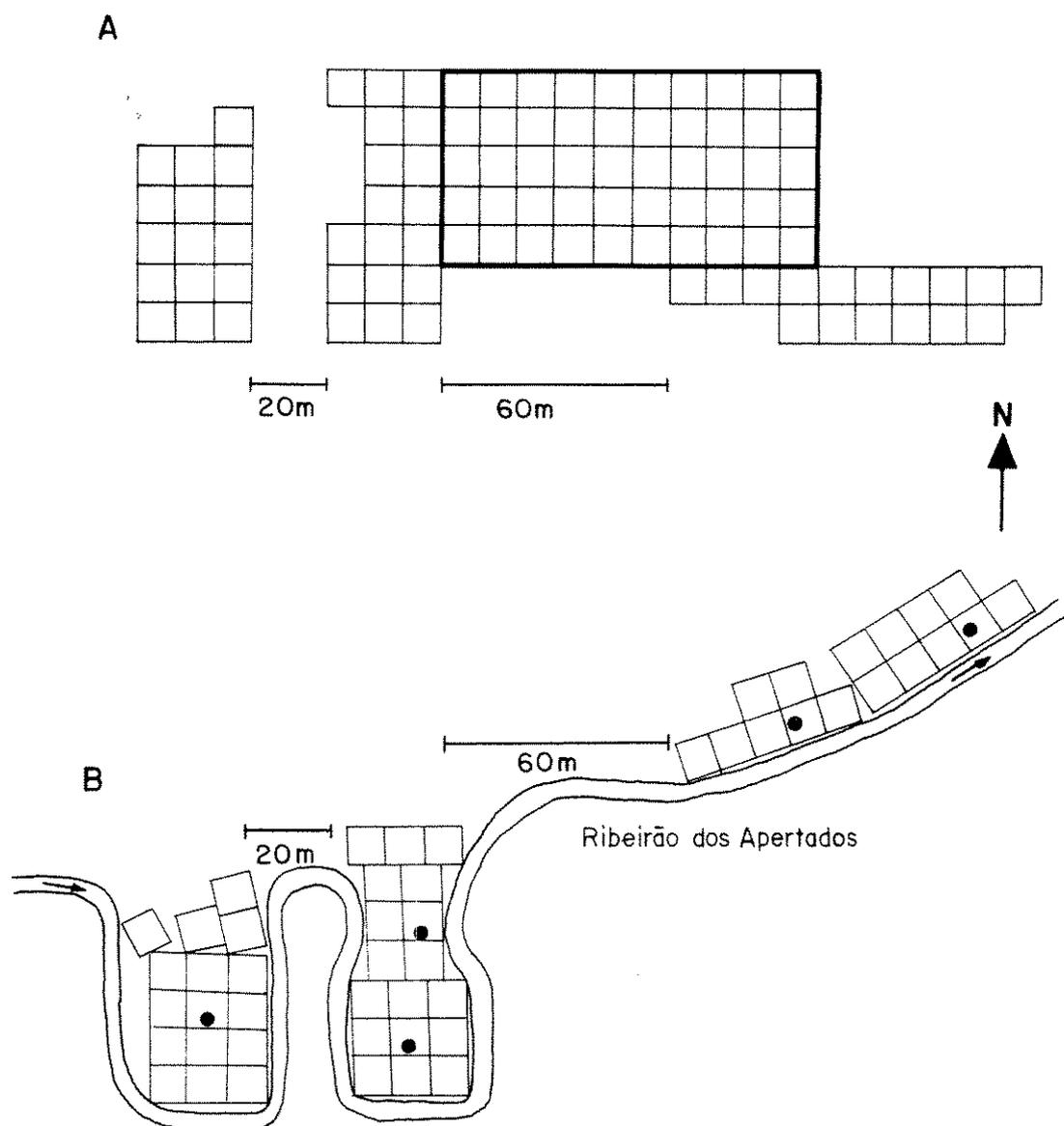


Figura 5. Esquema de distribuição das parcelas nas áreas de estudo. (A): área não alagável 1 (ANA1) - retângulo destacado por linhas mais escuras; área não alagável 2 (ANA2) - demais parcelas. (B): área alagável (AA) - grupos de parcelas às margens do ribeirão dos Apertados (os pontos nas parcelas 2, 7, 21, 29 e 42 indicam os piezômetros).

Referências bibliográficas

- BIANCHINI, E. 1998. Ecologia de população de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- BORCHERT, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O. F. Cook. *Ecology* 61:1065-1074.
- BROKAW, N.V.L. 1987. Algunos aspectos importantes en el estudio de la demografía de plantas en los bosques tropicales. *Revista de Biología Tropical* 35:205-206.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Revista de Biología Tropical* 35:41-54.
- CRAWFORD, R.M.M. & BRÄNDLE, R. 1996. Oxygen deprivation stress in a changing environment. *Journal of Experimental Botany* 47:145-159.
- DE STEVEN, D. 1988. Light gaps and long-term seedling performance of a neotropical canopy tree (*Dipteryx panamensis*, Leguminosae). *Journal of Tropical Ecology* 4:407-411.
- DIAS, M.C., VIEIRA, A.O.S., NAKAGIMA, J. N., PIMENTA, J.A. & LOBO, P.C. 1998. Composição florística e fitossociológica do componente arbóreo das florestas ciliares da Bacia do Rio Tibagi, Paraná: 3.Fazenda Batavo, Tibagi.PR. *Revista Brasileira de Botânica* (submetido)
- JOLY, C.A. 1991. Flooding tolerance in tropical trees. In *Plant life under oxygen stress* (M.B. Jackson, D.D. Davies & H. Lambers, eds.). SPB Academic Publishing, Hague, p.23-34.
- JOLY, C.A. 1994. Flooding tolerance: a reinterpretation of Crawford's metabolic theory. *Proceedings of Royal Society Edinburg* 102: 343-354.
- KAGEYAMA, P.Y. & VIANA, V.M. 1991. Tecnologia de sementes e grupos ecológicos de espécies arbóreas tropicais. *Anais do 2º Simpósio Brasileiro sobre Tecnologia de Sementes Florestais*. São Paulo-SP. pp:197-215.
- KÖEPPEN, W. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de cultura económica, México.
- KREBS, C.J. 1972. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Harper & Row, New York.
- LIEBERG, S.A. 1990. Tolerância à inundação e aspectos demográficos de *Inga affinis* D.C. *Dissertação de Mestrado*. UNICAMP.
- LOBO, P.C. 1993. Tolerância a inundação de plantas de *Talauma ovata* St. Hil. e aspecto do seu comportamento em uma mata ciliar da bacia do Rio Jacaré-Pepira, Brotas, SP. *Dissertação de Mestrado*. UNICAMP.
- MAACK, R. 1968. *Geografia física do Estado do Paraná*. BADEP/UFPR/IBPT, Curitiba. 350p.

- MANTOVANI, W. 1989. Dinâmica de populações. In: Simpósio sobre mata ciliar. L.M. Barbosa (ed.). Fundação Cargill, Campinas. pp. 120-129.
- MARQUES, M.C.M. 1994. Estudos auto-ecológicos do guanandi (*Calophyllum brasiliense* Camb., Clusiaceae) em uma mata ciliar do município de Brotas, SP. Tese de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- MARTINI, S.L. 1982. Reflorestamento marginal do Rio Mogí Guaçu no município de Mogí Guaçu. *Silvicultura de São Paulo* 16A:572-574.
- MEDRI, M.E., PIMENTA, J.A., BENNEMANN, S.T. & ARAÚJO, A.M.V.L. 1991. Aspectos da fauna e flora da Bacia do Rio Tibagi. II Relatório técnico-científico. Universidade Estadual de Londrina. 300p.
- MORELLATO, L.P.C. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia* 50:163-173.
- NAKAGIMA, J.N., SOARES-SILVA, L.H., MEDRI, M.E., GOLDEMBERG, R. & CORREA, G.T. 1997. Composição florística e fitossociológica do componente arbóreo das florestas ripárias da Bacia do Rio Tibagi: 5. Fazenda Monte Alegre, município de Telêmaco Borba-Paraná. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 39:933-948.
- OLIVEIRA, P.E.A.M.; RIBEIRO, J.F. & GONZALES, M.I. 1989. Estrutura e distribuição espacial de uma população de *Kielmeyera coriacea* Mart. de cerrados de Brasília. *Revista Brasileira de Botânica* 12:39-47.
- PIMENTA, J.A, MEDRI, M.E., BIANCHINI, E., MÜLLER, C., OKAMOTO, J.M., FRANCISCONI, L.M.J. & CORRÊA, G.T. 1996. Aspectos da morfoanatomia e fisiologia de *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) em condições de hipoxia. *Revista Brasileira de Botânica* 19:215-220.
- REICHARDT, K. 1989. Relações água-solo-plantas em mata ciliar. In: Anais do simpósio sobre mata ciliar (L.M. Barbosa ed.). Campinas-SP. Fundação Cargill. 20-24.
- REITZ, P.R. 1977. Flora ilustrada catarinense - Myrtaceae. Parte 1. Raolino Reitz (ed), Itajaí.
- RODRIGUES, R.R. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1988. Recomposição artificial da mata ciliar ao redor da represa de abastecimento de água do município de Iracemápolis-SP. In: Congresso Nacional de Botânica, 39, Belém-PA, Resumos 387p.
- SALIS, S.M. & JOLY, C.A. 1987. Levantamento preliminar da composição e estrutura da mata ciliar do Rio Jacaré Pepira Mirim, Brotas-SP. In: Congresso Nacional de Botânica, 38, Curitiba-PR. Resumos 251p.
- SALVADOR, J.L.G. 1987. Considerações sobre matas ciliares e implantação de reflorestamentos mistos nas margens dos rios e reservatórios. CESP. São Paulo. 29p.

- SARUKHÁN, J. 1980. Demographic problems in a tropical system. In: *Demography an evolution in plant populations* (O.T. Solbrig ed.). University of California Press. Blackwell Scient. Public.. Berkeley.
- SILVA, F.C., FONSECA, E.P., SOARES-SILVA, L.H., MULLER, C. & BIANCHINI, E. 1996. Composição florística e fitossociológica do componente arbóreo das florestas ciliares da Bacia do Rio Tibagi, Paraná: 3. Fazenda Ersi, Sapopema-PR. *Acta Botânica Brasilica* 9:289-302.
- SILVA, S.M., SILVA, F.C., VIEIRA, A.O.S., NAKAGIMA, J.N., PIMENTA, J.A. & COLLI, S. 1992. Composição florística e fitossociológica do componente arbóreo das florestas ciliares da Bacia do Rio Tibagi, Paraná: 2. Várzea do Rio Bitumirim, Ipiranga-PR, An. 2º Congresso Nacional de Essências Nativas 1:192-198.
- SILVEIRA, M. 1993. Estrutura vegetacional em uma topossequência no Parque Estadual "Mata dos Godoy", Londrina, Pr. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- SOARES-SILVA, L.H., BIANCHINI, E., FONSECA, E.P., DIAS, M.C., MEDRI, M.E. & ZANGARO-FILHO, W. 1992. Composição florística e fitossociológica do componente arbóreo das florestas ciliares da Bacia do Rio Tibagi, Paraná: 5. Fazenda Doralice, Iporã-PR. An. 2º Congresso Nacional de Essências Nativas 1:199-206.
- SWAINE, M.D., LIEBERMAN, D. & PUTZ, F.E. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3:359-366.
- VIEIRA, A.O.S., DIAS, M.C., SILVA, S.M., COLLI, S. & MARQUES, M.C.M. 1998. Composição florística e fitossociológica do componente arbóreo das florestas ciliares da Bacia do Rio Tibagi, Paraná: 5. Fazenda Barra Grande, Tibagi-PR. *Revista Brasileira de Botânica* (submetido).
- WATKINSON, A.R. 1986. Plant population dynamics. In: *Crawley, M.J. Plant ecology*. London, Blackwell Scientific Publications.

Capítulo 1

Relações alométricas de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do Parque Estadual Mata dos Godoy-PR.

ABSTRACT - (*Campomanesia Xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) allometric relationships in the Mata dos Godoy State Park-PR). Three 5000 m² sample areas (one flooded (AA) and two unflooded) were marked off to compare the architecture of *C. xanthocarpa* from different areas of the Mata dos Godoy State Park (23°27'S and 51°15'W) Londrina, PR, Brazil. The safety factor diminished with height, although for individuals greater than 20 cm diameter this factor increased. The proportion between the diameter growth and height was less than 1 ($D \propto h^{0.858}$). For the relationship of diameter and number of branches with height the interceptors in Y were greater for AA, indicating that for the same height the plants from AA have a greater diameter and greater number of branches. The relationship of the number of leaves with the number of branches the slope of the straight line was greater for AA, indicating that the plants in this area have a greater increase in leaf number due to the increase in the branch size. All the determination coefficients were high, showing low variability in the form of the individuals within the areas. The flooding and the greater amount of light in AA seem to be the main reason for the differences in the form of the plants in the areas sampled in the Park.

RESUMO - (Relações alométricas de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do Parque Estadual Mata dos Godoy-PR). Visando comparar a arquitetura de *C. xanthocarpa* de diferentes áreas do Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W), Londrina, PR, Brasil, foram demarcadas três áreas de amostragem de 5000 m² cada, sendo uma área alagável (AA) e duas não. O fator de segurança diminuiu com a altura, no entanto para indivíduos maiores que 20 cm de diâmetro houve um aumento deste fator. A proporção entre o crescimento em diâmetro e altura foi menor que 1 ($d \propto h^{0.858}$). Para as relações de diâmetro e de número de ramos com altura os interceptos em y foram maiores para a AA, indicando que para uma mesma altura as plantas da AA têm maior diâmetro e maior número de ramos. Na relação de número de folhas com número de ramos a inclinação da reta foi maior para a AA, indicando que as plantas desta área têm maior aumento no número de folhas por aumento no tamanho dos ramos. Todos os coeficientes de determinação foram altos, mostrando baixa variabilidade na forma dos indivíduos dentro das áreas. O alagamento e a maior luminosidade da AA, parecem ser os principais responsáveis pelas diferenças de forma das plantas das áreas amostradas do Parque.

Key words - Allometric relationship, Brazil, *Campomanesia xanthocarpa*, flooded area, semi-deciduous forest

Introdução

Nas florestas, as espécies arbóreas freqüentemente sofrem alta mortalidade de plântulas e jovens, devido em parte à competição. Adaptações aumentando a capacidade competitiva são esperadas, particularmente relacionadas à maneira com que as plantas promovem seu crescimento (King 1981). Uma visão dinâmica considera a configuração da planta como um ponto numa trajetória de crescimento, com a aptidão dependendo da eficiência com que a copa pode ser estendida do estágio de juvenil para adulto (King 1981, Kohyama 1987, King 1990a).

A arquitetura das plantas representada por características morfológicas, tais como altura, diâmetro, número de ramos e de folhas, pode ser expressa quantitativamente por relações alométricas (Kohyama 1987). Comparações das relações alométricas constituem uma ferramenta simples e poderosa no estudo da ecologia de florestas e da evolução do hábito arbóreo (Rich et al. 1986), pois a dimensão das plantas e o padrão de alocação de crescimento são importantes eixos de diferenciação do nicho promovendo coexistência (O'Brien et al 1995).

A seleção age sobre características arquiteturais de tal modo a maximizar a probabilidade das plantas arbóreas crescerem e se tornarem adultos reprodutivos, uma vez que a forma vai estar relacionada à maior eficiência no uso de água e maior eficiência fotossintética (Kohyama 1987). Além disso, a capacidade da árvore competir depende também da eficiência em suportar o crescimento em altura sem quebrar (King 1981).

A relação entre diâmetro e altura em árvores é moldada pela combinação das forças que o caule deve suportar para manter-se de pé sustentando a copa. Estudos desenvolvidos para demonstrar a influência destas forças, produziram modelos para prever a altura baseado no diâmetro do caule. Os modelos propostos são os de similaridade geométrica, similaridade elástica e similaridade de tensão constante. Em cada um deles, a relação entre o diâmetro e a altura seria $d \propto h$, $d \propto h^{1.5}$ e $d \propto h^2$, respectivamente (McMahon 1973, McMahon & Kronauer 1986, Niklas 1993).

Não obstante a importância do caule, muitas vezes ele é visto como um "custo" para a planta, por não exercer uma função diretamente produtiva fotossinteticamente (Givnish 1982). Em determinadas situações competitivas, uma relação alométrica favorecendo o crescimento em altura é importante, como nas plantas de florestas densas, onde a competição por luz é alta (Claussen & Maycock 1995).

Kohyama (1987) cita que o significado adaptativo das características arquiteturais não tem sido totalmente discutido. São necessárias comparações de relações alométricas entre espécies, entre florestas e entre plantas de diferentes ambientes para se entender os mecanismos básicos definindo a forma das plantas arbóreas (Kohyama & Hotta 1990, Sterck & Bongers 1998).

Na floresta Parque Estadual Mata dos Godoy, PR existe variação ambiental da porção norte comparada com a porção sul, onde ocorrem áreas alagáveis. *Campomanesia xanthocarpa* é

uma espécie comum nas duas porções da floresta. Em função da maior luminosidade (Bianchini 1998) e da mobilidade do substrato nas áreas alagáveis, pode-se inferir que existam variações arquiteturais dos indivíduos destas áreas comparados com os das áreas não alagáveis. Visando comparar a arquitetura de *C. xanthocarpa* de diferentes áreas amostrais, levantou-se a seguinte questão: Existem diferenças na forma dos indivíduos de área alagável e não alagável do Parque?

Material e métodos

O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W), Londrina, PR, Brasil, encontrando-se sob o trópico de Capricórnio. A floresta do Parque, em ótimas condições de preservação, apresenta uma área de 680 ha. O relevo apresenta-se como uma suave planície na porção norte, contando com algumas colinas paralelas com declive moderado na parte sul. A encosta destas colinas pode atingir o rio dos Apertados, que delimita a parte sul do Parque, formando elevados barrancos ou pode terminar em uma área aluvial com cerca de 10-30 m de largura, as quais estão sujeitas a inundações. A formação florestal é classificada como floresta estacional semidecidual (Silveira 1993).

A espécie utilizada no estudo foi *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae), conhecida como gabirobeira ou gabiropa. Árvore de dossel de 10 a 20 m de altura, comumente com diâmetro de 30 a 50 cm. É seletiva higrófito e mesófito até heliófito, abundante em solos úmidos, tais como depressões dos terrenos ou proximidade de rios (ver Reitz 1977). Esta espécie é encontrada em todo o Parque, sendo mais abundante nas áreas alagáveis (observação pessoal).

Com o objetivo de estudar as formas dos indivíduos de *C. xanthocarpa* em diferentes áreas do Parque a partir das relações alométricas, foram definidas três áreas amostrais de 5000 m² (0,5 ha) cada, sendo uma sujeita ao alagamento e duas não. A área alagável ou simplesmente AA localiza-se às margens do ribeirão dos Apertados em terreno plano, com altitude em torno de 500 m. As áreas não alagáveis ANA, distando cerca de 2 km do ribeirão, com altitude em torno de 600 m, foram chamadas de ANA1 e ANA2. As análises das áreas foram feitas separadamente, possibilitando observar se os resultados da ANA1 e ANA2 apresentavam-se mais homogêneos quando comparados aos da AA.

Para o estudo das relações alométricas, foram tomadas medidas de altura, diâmetro, número de ramos e número de folhas. Dos indivíduos até 1,5 m de altura foi medido o comprimento, a partir do que a altura foi estimada utilizando-se um metro de carpinteiro como referência. O diâmetro dos indivíduos menores ou igual a 1,5 m de altura foi medido com paquímetro, e dos maiores, foi medida a circunferência com fita métrica, posteriormente transformada em diâmetro. Foram contados os números de ramos e folhas para indivíduos menores

ou igual a 1,5 m de altura, sendo que plantas sem ramificação ou sem folhas não foram consideradas.

A partir da divisão do diâmetro observado pelo diâmetro mínimo teórico que a árvore deveria apresentar para não se quebrar, calculado segundo o modelo de similaridade elástica (McMahon 1973) obteve-se o fator de segurança da espécie (d/d_{\min}). Este fator representa uma estimativa aproximada, já que dados sobre a densidade da madeira não foram coletados.

As relações alométricas dos organismos são geralmente expressas por funções derivadas de regressões lineares das variáveis transformadas em logaritmos de base 10. A equação que expressa estas relações é: $y = a x^b$, ou $\log y = \log a + b \log x$, onde **a** e **b** são parâmetros obtidos através de regressão linear (Sokal & Rohlf 1981, King 1990a, Kohyama & Hotta 1990).

Nas comparações da forma dos indivíduos entre as áreas, as diferenças podem ocorrer tanto em **a** (o intercepto de y) como em **b** (a inclinação da reta). Se o valor de **b** é diferente entre áreas, o maior valor de **b** apresentará maior incremento de y por incremento de x . Se a inclinação não difere mas a constante **a** é diferente entre áreas, aquelas com maiores valores de **a** apresentarão valores de y maiores para qualquer valor de x (Kohyama & Hotta 1990).

A análise de covariância (ANCOVA) foi utilizada para testar as diferenças entre as retas (Snedecor & Cochran 1967). Comparações múltiplas entre as retas foram feitas pelo teste a posteriori de Scheffé ($p < 0.05$) (Huitema 1980, Zar 1984). A ANCOVA testa possíveis diferenças entre as inclinações das retas. Se o resultado da ANCOVA não revelar diferenças entre as inclinações, uma inclinação comum para as retas é calculada. Esta inclinação comum é usada para o cálculo de novos valores para o intercepto em y , que são novamente testados pelo teste de Scheffé.

Todos os testes foram feitos no programa ANCOVA31 para análise de covariância e teste de Scheffé, desenvolvido por Flavio A. M. dos Santos (UNICAMP, Depto. de Botânica).

Resultados

O fator de segurança para a espécie diminuiu com a altura, mas aparentemente a diminuição foi bem menos acentuada a partir de 2,5 m de altura nas três áreas estudadas (Figura 1). Entretanto, para os indivíduos maiores que 20 cm de diâmetro houve um aumento deste fator, distanciando-os do limite de quebra (Figura 2, pontos destacados como triângulos).

A menor proporção de crescimento entre diâmetro e altura proposta pelo modelo de similaridade geométrica ($d \propto h$), foi significativamente maior que a apresentada por *C. xanthocarpa* ($d \propto h^{0,858}$).

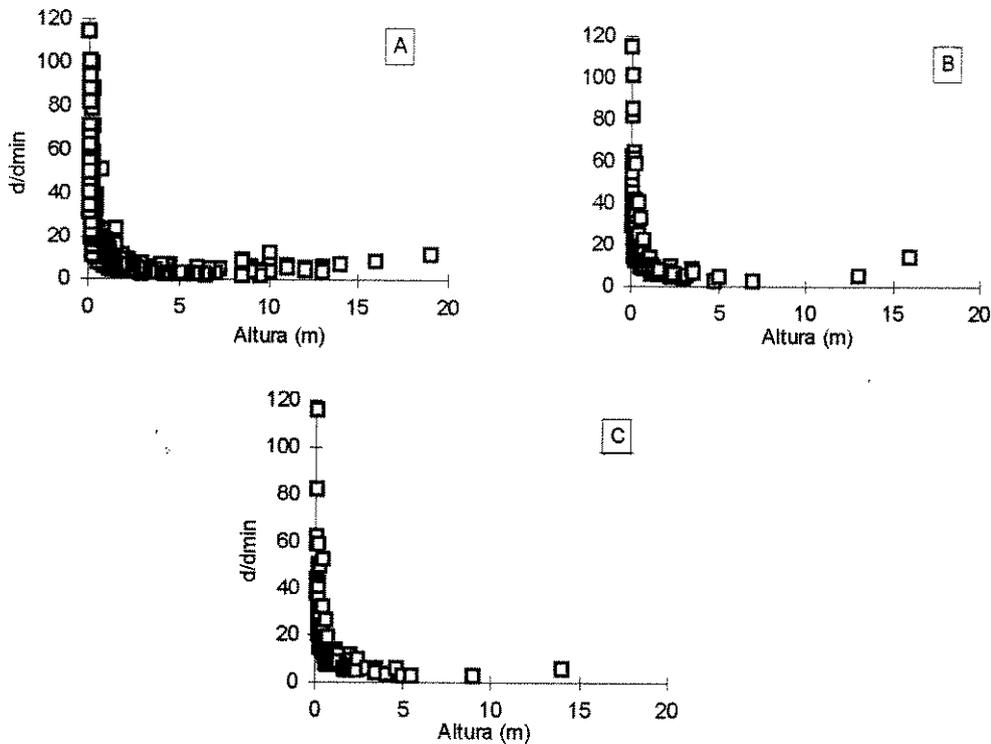


Figura 1. Fator de segurança do diâmetro do caule (d/d_{min} , onde d é o diâmetro observado e d_{min} é o diâmetro mínimo teórico do limite de quebra da árvore segundo McMahon (1973)) de *Campomanesia xanthocarpa* das três áreas. A) área alagável (AA); B) área não alagável 1 (ANA1); C) área não alagável 2 (ANA2).

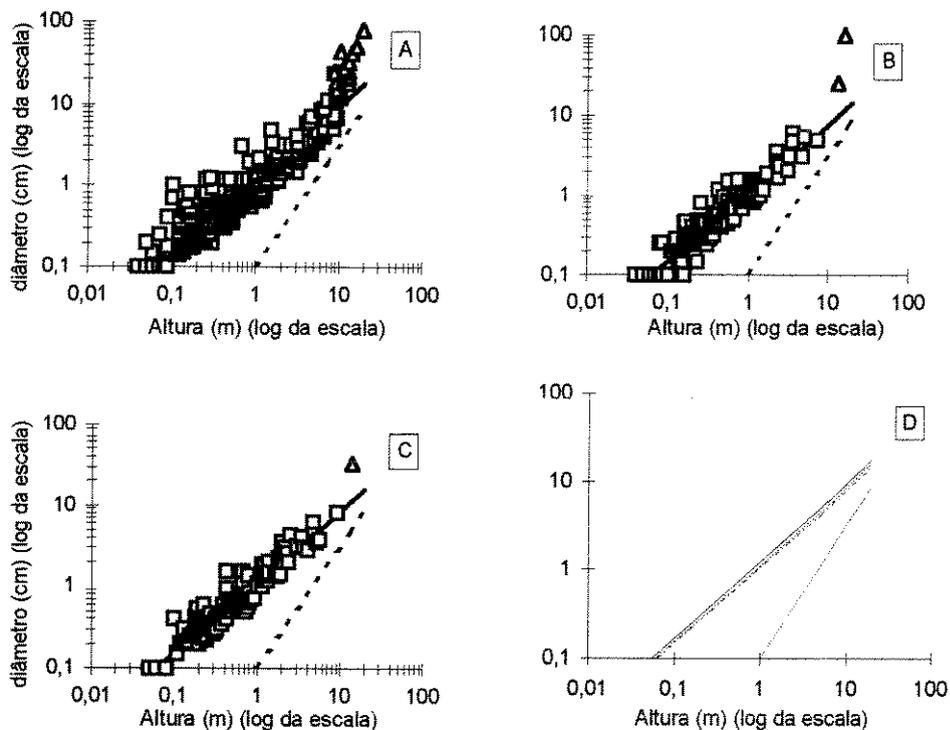


Figura 2. Regressão entre o diâmetro (cm) e altura (m) de *Campomanesia xanthocarpa* das três áreas ($\log D = a + b \log H$). A) área alagável (AA); B) área não alagável 1 (ANA1); C) área não alagável 2 (ANA2); D) AA (linha contínua), ANA1 (traços de diferentes tamanhos), ANA2 (traços de mesmo tamanho). A linha tracejada isolada representa o limite de quebra (McMahon 1973): $\log D = 1,5 \log H - 1$. Os parâmetros das equações encontram-se na Tabela 1.

A altura explica uma grande proporção da variação do diâmetro das plantas (coeficiente de determinação entre 0.906 e 0.943). As inclinações das retas não apresentaram diferenças significativas entre áreas, entretanto o valor do intercepto em y para as plantas da AA foi significativamente maior que os das plantas das ANA (Tabela 1 e Figura 2). Neste caso, para uma mesma altura, o diâmetro das plantas da AA será sempre maior que o das plantas das outras duas áreas, estando, portanto, mais distante do limite de quebra (Figura 2D).

Tabela 1 - Estimativa dos parâmetros das regressões lineares para o diâmetro (cm) (D) e a altura (m) (H) ($\log D = a + b \log H$) de *Campomanesia xanthocarpa* para as três áreas do Parque Estadual Mata dos Godoy. Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si (ANCOVA e Teste de Sheffé, $p < 0,05$).

Áreas	a #	b	r^2	N	b comum	estimativa de a
AA	0,104	0,866 a	0,943***	517	0,858	0,098 a
ANA1	0,031	0,832 a	0,940***	184		0,053 b
ANA2	0,045	0,850 a	0,906***	142		0,047 b

a = intercepto em y, b = inclinação da reta, r^2 = coeficiente de determinação, N = número de casos, ANOVA *** $p < 0,001$

A variação no número de ramos foi em grande parte explicada pela altura das plantas (coeficiente de determinação entre 0,689 e 0,762). As inclinações das retas não apresentaram diferenças significativas entre as áreas, mas os interceptos em y diminuíram nas ANA (Tabela 2 e Figura 3). Neste caso, para uma mesma altura, o número de ramos das plantas da AA será sempre maior que o das plantas das ANA.

Tabela 2 - Estimativa dos parâmetros das regressões lineares para o número de ramos (R) e a altura (m) (H) ($\log R = a + b \log H$) de *Campomanesia xanthocarpa* para as três áreas do Parque Estadual Mata dos Godoy. Letras diferentes na mesma coluna diferem significativamente entre si (ANCOVA e Teste de Sheffé, $p < 0,05$).

Áreas	a #	b	r^2	N	b comum	estimativa de a
AA	1,636	1,517 a	0,689***	390	1,482	1,620 a
ANA1	1,356	1,396 a	0,734***	144		1,395 b
ANA2	1,420	1,481 a	0,762***	115		1,420 b

a = intercepto em y, b = inclinação da reta, r^2 = coeficiente de determinação, N = número de casos, ANOVA *** $p < 0,001$

O número de ramos explicou em grande parte a variação no número de folhas (coeficiente de determinação entre 0,740 a 0,844). A inclinação da reta foi maior para a AA (Tabela 3 e Figura 4), indicando que um mesmo aumento no número de ramos, provoca nas plantas desta área um maior aumento no número de folhas. Ou seja, as plantas da AA têm maior aumento no número de folhas por aumento no tamanho dos ramos.

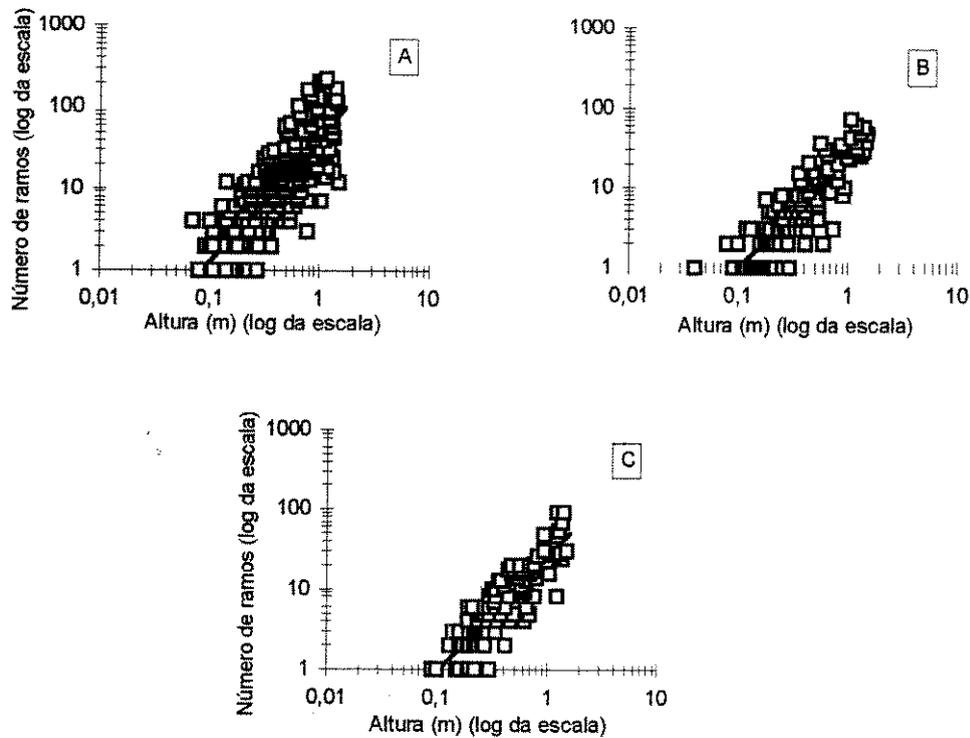


Figura 3. Regressão entre o número de ramos e a altura de *Campomanesia xanthocarpa* das três áreas ($\log R = a + b \log H$), A) área alagável (AA); B) área não alagável 1 (ANA1); C) área não alagável 2 (ANA2). Os parâmetros das equações encontram-se na Tabela 2.

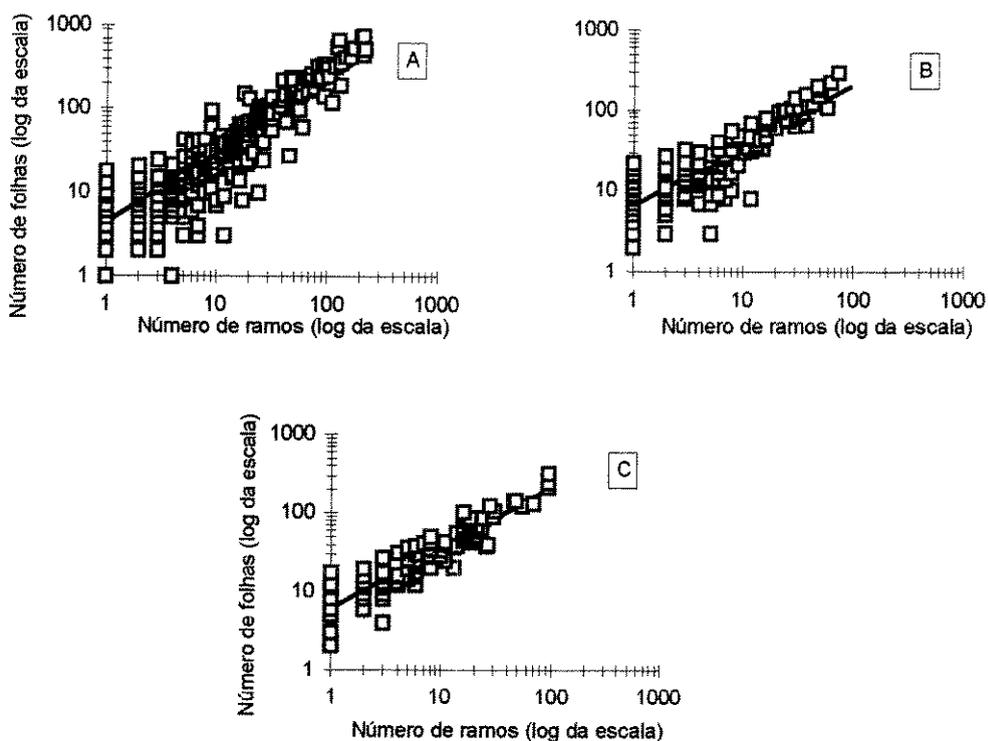


Figura 4. Regressão entre o número de folhas e o número de ramos de *Campomanesia xanthocarpa* das três áreas ($\log F = a + b \log R$), A) área alagável (AA); B) área não alagável 1 (ANA1); C) área não alagável 2 (ANA2). Os parâmetros das equações encontram-se na Tabela 3.

Tabela 3 - Estimativa dos parâmetros das regressões lineares entre número de folhas (F) e número de ramos (R) ($\log F = a + b \log R$) de *Campomanesia xanthocarpa* para as três áreas do Parque Estadual Mata dos Godoy. Letras diferentes na mesma coluna diferem significativamente entre si (ANCOVA e Teste de Sheffé, $p < 0,05$).

Áreas	a #	b	r^2	N	b comum	a comum
AA	0,523	0,906 a	0,802***	388		
ANA1	0,796	0,752 b	0,740***	144	0,762	0,790
ANA2	0,780	0,777 b	0,844***	115		

a = intercepto em y, b = inclinação da reta, r^2 = coeficiente de determinação, N = número de casos, ANOVA *** $p < 0,001$

Discussão

Nas plantas das três áreas amostrais houve um decréscimo do fator de segurança com a altura, com um aumento para os indivíduos maiores que 20 cm de diâmetro, levando a um distanciamento do limite de quebra. Os menores fatores de segurança para indivíduos de tamanho médio, indicam que apesar da pequena margem de segurança eles devem resistir ao vento e queda de ramos e de adultos que morrem. Pois com troncos mais finos têm maior flexibilidade podendo curvar sem se quebrar. Além disso, dentro da floresta, indivíduos de tamanho médio podem estar menos sujeitos à queda de ramos e adultos do que os de estatura baixa, e também menos sujeitos à maior velocidade do vento do dossel, podendo usar seus recursos para crescimento em altura e chegar a uma fonte de luz ótima. Após chegar ao dossel, as plantas parecem investir em diâmetro aumentando o fator de segurança e distanciando do limite de quebra. Resultados semelhantes foram obtidos também para espécies de dossel como *Acer saccharum* e *Trichilia tuberculata* em BCI-Panamá (King 1986, 1990a), *Vouacapoua americana*, *Dicornia guianensis*, *Goupia glabra* em floresta da Guiana Francesa (Sterck & Bongers 1998) e para *Chrysophilum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, PR (Bianchini 1998).

Diferente das espécies de dossel, as pioneiras não apresentam aumento do fator de segurança para os indivíduos mais velhos (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992, Sposito 1994, Claussen & Maycock 1995). Esta variação no padrão alométrico pode ser importante para explicar diferenças de longevidade das espécies. Um pequeno fator de segurança pode contribuir para um ciclo de vida relativamente mais curto. Ao contrário, maior fator de segurança principalmente para indivíduos mais velhos, indicam espécies de vida longa (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992).

A inclinação da regressão entre diâmetro e altura para *C. xanthocarpa* foi menor que 1,0 (similaridade geométrica). Este resultado mostra que esta espécie não investe muito em diâmetro para crescer em altura, possivelmente devido a um processo de competição por luz para atingir o dossel. De acordo com Niklas (1993), expoentes alométricos iguais a 1 seriam encontrados em

espécies não lenhosas. Entretanto, valores menores que 1,0 têm sido observados em outras plantas lenhosas, principalmente pioneiras (Rich et al 1986, Sposito 1994), mas também para espécies de dossel (King 1990a, Kohyama 1987, Bianchini 1998) e de subosque (King 1990a).

Os altos valores dos coeficientes de determinação apresentados por todas as relações alométricas analisadas, indicam baixa variabilidade na forma dos indivíduos dentro de cada área. Isto dá indícios de que a heterogeneidade do ambiente tanto no espaço horizontal como vertical em cada área, não é tão alta ao ponto desta espécie apresentar grandes variações na forma (plasticidade).

Os resultados, comparando as inclinações das retas e os interceptos em y das diferentes relações alométricas, foram similares para as plantas das ANA. Para uma mesma altura, os indivíduos da AA apresentaram maiores diâmetros, o que sugere maior eficiência em alocar biomassa para o crescimento em espessura. Esta adaptação pode se relacionar à insegurança do substrato e a movimentação de água em função do alagamento. O tipo de relação alométrica entre altura e diâmetro de uma espécie, indica a quantidade suporte que é requerida em sua condição ambiental, pois quanto maior o diâmetro maior a resistência contra pressão de quebra e tombamento (Claussen & Maycock 1995).

Bianchini (1998) observou que o subosque da AA é mais iluminado que o das ANA, possibilitando levantar a hipótese de maior competição por luz nas ANA, favorecendo o crescimento em altura com investimento menor em diâmetro, uma vez que não há grande mobilidade do substrato. As plantas das ANA poderiam então passar mais rapidamente pelo subosque e chegar ao ambiente mais iluminado do dossel. A hipótese levantada está de acordo com as observações de troca de crescimento lateral e vertical, obtidos principalmente comparando espécies crescendo mais em diâmetro no subosque com luz ótima (tolerantes à sombra) e espécies de dossel competindo por luz, crescendo mais em altura (Kohyama 1987, King 1990a, Hara et al 1991, Aiba & Kohyama 1996).

As relações alométricas do número de ramos com a altura e com o número de folhas, indicaram investimento num maior sistema assimilatório por parte das plantas da AA, que apresentaram sistema de ramificação mais desenvolvido, com maior número de folhas. O maior diâmetro das plantas da AA pode ser também uma adaptação para suportar este maior sistema assimilatório. As variações entre as plantas da AA e das ANA parecem conectadas, respectivamente, com alternativas entre eficiência de assimilação e crescimento em altura para explorar condições melhores no futuro.

As diferenças na arquitetura da parte aérea das plantas das AA e ANA, possivelmente estão relacionadas também à maior luminosidade da AA. Ou seja, devido à menor competição pela luz na AA, as plantas podem investir em maior área fotossinteticamente ativa. King (1990b) sugere que a competição por luz é o fator primário responsável pela evolução e manutenção da forma de

plantas arbóreas. Em uma floresta, as plantas competem por luz com as plantas vizinhas e quem vence ou perde é determinado em grande parte pela forma da planta (O'Brien et al. 1995).

Os resultados com *C. xanthocarpa* indicam que embora o padrão de crescimento (isto é, taxa de alocação de assimilados) possa estar geneticamente determinado, este pode sofrer modificações dependendo das condições ambientais em que os indivíduos estão se desenvolvendo (plasticidade fenotípica). Na AA as plantas estão adaptadas ao alagamento esporádico e à maior luminosidade. Estes dois fatores, parecem ser os principais responsáveis pelas diferenças de forma das plantas das áreas amostradas no Parque Estadual Mata dos Godoy, PR.

Referências bibliográficas

- AIBA, S. & KOHYAMA, T. 1996. Tree species stratification in relation to allometry and demography in a warm-temperate rain forest. *Journal of Ecology* 84:207-218.
- ALVAREZ-BUYLLA, E.R. & MARTINEZ-RAMOS, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax - pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80:275-290.
- BIANCHINI, E. 1998. Ecologia de população de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Tese de doutorado, UNICAMP, Campinas, SP.
- CLAUSSEN J.W. & MAYCOCK, R. 1995. Stem allometry in a North Queensland tropical rainforest. *Biotropica* 27:421-426.
- GIVNISH, T.J. 1982. On the adaptative significance of leaf in forest herbs. *American Naturalist* 120:353-381.
- HARA, T., KIMURA, M. & KIKUZAWA, K. 1991. Growth patterns of tree height and stem diameter in populations of *Abies veitchii*, *A. mariesii* and *Betula ermanii*. *Journal of Ecology* 79:1085-1098.
- HUITEMA, B.E. 1980. The analysis of covariance and alternatives. John Wiley & Sons, New York.
- KING, D. 1981. Tree dimensions: Maximizing the rate of height growth in dense stands. *Oecologia* 51:351-356.
- KING, D.A. 1986. Tree form, heigh growth, and susceptibilty to wind damage in *Acer saccharum*. *Ecology* 67:980-990.
- KING, D.A. 1990a. Allometry of samplings and understorey trees of a Panamanian forest. *Functional Ecology* 4:27-32.
- KING, D.A. 1990b. The adaptive significance of tree height. *American Naturalist* 135:809-828.

- KOBYAMA, T. 1987. Significance of architecture and allometry in saplings. *Functional Ecology* 1:399-404.
- KOBYAMA, T. & HOTA, M. 1990. Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology* 4:515-521.
- MCMAHON, T. 1973. Size and shape in biology. *Science* 179:1201-1204
- MCMAHON, T.A. & KRONAUER, R.E. 1986. Tree structures: deducing the principle of mechanical design. *Journal of Theoretical Biology* 59:443-466.
- NIKLAS, K.J. 1993. The scaling of plant height: a comparison among major plant clades and anatomical grades. *Annals of Botany* 72:165-172.
- O'BRIEN, S.T., HUBBELL, S.P., SPIRO, P., RICHARD, C., FOSTER, R.B. 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology* 76:1926-1939.
- REITZ, P.R. 1977. Flora ilustrada catarinense - Myrtaceas. Parte 1. Raolino Reitz (ed), Itajaí.
- RICH, P.M., HELENURM, K., KEARNS, D., SUZANNE, R.M., PALMER, M.W. & SHORT, L. 1986. Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborecent palms of Costa Rica tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113:241-246.
- SILVEIRA, M. 1993. Estrutura vegetacional em uma topossequência no Parque Estadual "Mata dos Godoy", Londrina, PR. Tese de mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- SNEDECOR, G.W. & COCHRAN, W.G. 1967. *Statistical methods*. 6 ed. Iowa State University Press. Ames.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1981. *Biometry*. 2ed. W.H. Freeman, San Francisco.
- SPOSITO, T.C.S. 1994. Arquitetura e alometria de três espécies de *Cecropia* (Cecropiaceae) da Região Sudeste do Brasil. Tese de mestrado, UNICAMP, Campinas, SP.
- STERCK, F.J. & BONGERS, F. 1998. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 85:266-272.
- ZAR, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. 2 ed. Prentice Hall. New Jersey.

Capítulo 2

Estrutura de tamanho da população de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do Parque Estadual Mata dos Godoy-PR

ABSTRACT - (Size structure of the *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) population in the Mata dos Godoy State Park-PR). In order to compare the size structure of the *C. xanthocarpa* population in different areas of the Mata dos Godoy State Park (23°27'S and 51°15'W) Londrina, PR, Brazil and see if these varied in time, three sample areas of 5000m² were set; one area flooded (AA) but the other two did not (ANA1 and ANA2). In the frequencies distributions the population was divided into seedlings (individuals without branches) juvenile I (> 1 branch to 1.5 m tall) juvenile II (>1.5, tall to 20 cm in diameter) and adults (> 20 cm diameter). The greatest differences for size structure in all the years and all the areas were in 1997, when a great number of recently germinated seedlings were observed. Compared to other years, the Gini coefficient was greatest in 1997 in the AA, when this area also had a greater coefficient than ANA2. The differences in the size structures of the species seem to be due to a an ephemeral seedling stage, suggesting that the structure in the three areas remained stable in time.

RESUMO - (Estrutura de tamanho da população de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do Parque Estadual Mata dos Godoy-PR). Com o intuito de comparar a estrutura de tamanho da população de *C. xanthocarpa* em diferentes áreas do Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W), Londrina, PR, Brasil e ver se estas variam no tempo, foram demarcadas três áreas de amostragem de 5000 m² cada, sendo uma área alagável (AA) e duas não (ANA1 e ANA2). Nas distribuições de frequências a população foi dividida em plântulas (indivíduos sem ramos), jovem I (>1 ramo a 1,5 m de altura), jovem II (>1,5 m de altura a 20 cm de diâmetro) e adultos (>20 cm diâmetro). Tanto entre anos como entre áreas as maiores diferenças da estrutura de tamanho foram em 1997, ano em que se observou grande quantidade de plântulas recém germinadas. Comparado com os outros anos, na AA o coeficiente de Gini foi maior em 1997, neste ano esta área apresentou também um coeficiente maior que ANA2. As diferenças nas estruturas de tamanho da espécie parecem ser devido a um estágio de plântulas que é efêmero, sugerindo que nas três áreas ao longo do tempo a estrutura permanece estável.

Key words - Brazil, *Camponanesia xanthocarpa*, flooded area, semi-deciduous forest, size structure

Introdução

A estrutura populacional de uma espécie, ou seja, o conjunto de suas características genéticas e demográficas, é resultado de mecanismos evolutivos e ecológicos (Martins 1987) e pode fornecer informações sobre os processos de regeneração (Clark 1994), a ocorrência de perturbações em determinado local, bem como a forma como a espécie está explorando o ambiente (Harper 1977).

A estrutura de tamanho da população de uma espécie em uma determinada área, pode variar em diferentes épocas devido, por exemplo, a recrutamentos episódicos, abertura natural do dossel e alagamentos afetando a sobrevivência (Clark & Clark 1987). Alguns autores têm observado que uma mesma espécie pode apresentar diferenças na estrutura de tamanho em diferentes formações (Ramirez & Arroyo 1990) e entre sítios dentro de uma mesma formação (Milton et al. 1993, Olmsted & Alvarez-Buylla 1995, West 1995).

O que mais pode influenciar nas diferenças de estrutura de tamanho tanto no tempo como no espaço, são diferenças de idade, variação genética, heterogeneidade de recursos, competição e efeitos de herbívoros, parasitas ou patógenos, que são, segundo Weiner & Solbrig (1984), as principais causas de variações de tamanho entre indivíduos de uma população.

A floresta do Parque Estadual Mata dos Godoy, PR apresenta diferenças ambientais entre a porção norte e a porção sul, sendo que esta última apresenta áreas alagáveis com maior luminosidade e maior amplitude térmica (Bianchini 1998). É possível que estas diferenças abióticas provoquem variações temporais e espaciais na estrutura de tamanho das populações de espécies que têm indivíduos ocorrendo tanto na área alagável como na não alagável. Com o objetivo de comparar a estrutura de tamanho da população de uma espécie comum nas duas porções da floresta, foi utilizada *Campomanesia xanthocarpa*. Procurou-se responder se as estruturas populacionais seriam estáveis no tempo e se estas estruturas diferiam entre as áreas alagáveis e não alagáveis do Parque.

Material e métodos

O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W), Londrina, PR, Brasil, encontrando-se sob o trópico de Capricórnio. A floresta do Parque, em ótimas condições de preservação, apresenta uma área de 680 ha. O relevo apresenta uma suave planície na porção norte, contando com algumas colinas paralelas com declive moderado na parte sul. A encosta destas colinas pode atingir o rio dos Apertados, que delimita a parte sul do Parque, formando elevados barrancos ou pode terminar em uma área aluvial com cerca de 10-30m de

largura, as quais estão sujeitas a inundações. A formação florestal é classificada como floresta estacional semidecidual (Silveira 1993).

A espécie estudada *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) conhecida como gabirobeira ou gabiroba é uma árvore de dossel atingindo 10 a 20 m de altura e comumente com um diâmetro de 30 a 50 cm. É seletiva higrófito e mesófito até heliófito, abundante em solo úmido, tais como depressões dos terrenos ou proximidade de rios (ver Reitz 1977).

Neste estudo da estrutura de tamanho da população de *C. xanthocarpa* do Parque, foram definidas três áreas de amostragem de 5000 m² (0,5 ha) cada, sendo uma sujeita a inundação e duas não. A área (AA) localiza-se às margens do ribeirão dos Apertados em terreno plano, numa altitude em torno de 500 m. As áreas não alagáveis (ANA), distando cerca de 2 km do ribeirão, numa altitude em torno de 600 m, foram chamadas de ANA1 e ANA2. As análises das áreas foram feitas separadamente, possibilitando ver se os resultados das ANA apresentavam-se mais homogêneos quando comparados aos da AA.

Em cada área de amostragem foram localizados todos os indivíduos de *C. xanthocarpa* e mediu-se a altura, diâmetro (das) e anotou-se a presença ou ausência de ramos em maio de 1995, 1996 e 1997. Foi medido o comprimento de indivíduos até 1,5 m de altura e a partir deste tamanho, a altura foi estimada utilizando-se um metro de carpinteiro como referência. O diâmetro dos indivíduos menores ou igual a 1,5 m de altura foi medido com um paquímetro e dos maiores, a circunferência foi medida com fita métrica e transformada para diâmetro.

Os indivíduos foram subdivididos em plântulas (indivíduos sem ramos), e adultos (reprodutivos), que possuíam mais de 20 cm de diâmetro. Esta separação baseou-se no fato que durante a ontogenia, um indivíduo passa por diferentes períodos de desenvolvimento e que cada período pode ser caracterizado pelo aparecimento de novas estruturas (Silva 1991). A separação de plântulas e adultos, considera que estes são estádios de desenvolvimento da planta independentemente da idade. Os indivíduos que apresentaram ramos e possuíam diâmetro menor ou igual a 20 cm foram divididos em classes de tamanho arbitrariamente. Aqueles com pelo menos um ramo até os com 1,5 m de altura foram chamados de jovem I e os maiores que 1,5 m de altura até os menores ou iguais a 20 cm de diâmetro foram chamados jovem II.

Objetivando verificar a estabilidade da estrutura de tamanho da população no tempo e possíveis diferenças entre áreas, foram elaboradas distribuições de frequências de indivíduos em diferentes estádios e classes de tamanho. As distribuições foram feitas para o mês de maio de 1995, 1996 e 1997 nas AA, ANA1 e ANA2 separadamente e foram comparadas pelo teste de Kolmogorov-Smirnov (Siegel 1975, Zar 1984).

Utilizando-se um descritor de tamanho que foi útil para separação de estádios, no caso o diâmetro para separar adultos, foram construídas as curvas de Lorenz e calculados os respectivos

coeficientes de Gini (Weiner & Solbrig 1984). Com isto foi possível comparar a hierarquização da população entre 1995, 1996 e 1997 e entre as AA, ANA1 e ANA2.

Na curva de Lorenz, os indivíduos são ordenados do menor para o maior, sendo a fração cumulativa da população plotada contra a fração cumulativa do descritor cuja desigualdade se deseja verificar. Se todos os indivíduos fossem iguais em relação à variável considerada, o resultado seria uma linha diagonal a partir da origem. Qualquer desigualdade resulta em uma curva abaixo da diagonal. A área entre a diagonal e a curva é o coeficiente de Gini (Weiner & Solbrig 1984), ou seja este coeficiente mede a desigualdade de tamanhos dos indivíduos da população. Os valores dos coeficientes de Gini foram comparados pelo teste de Bootstrap (ver Weiner & Solbrig 1984).

Para os cálculos dos coeficientes de Gini e as suas comparações pelo teste de Bootstrap, utilizou-se o Programa WINGINI, de autoria de Flavio A. M. dos Santos (UNICAMP, Depto. de Botânica).

Resultados

Em 1995 e 1996 na AA e ANA1 mais de 70% da população foram representadas por jovem I, enquanto que em 1997, a maior parte da população era de plântulas, sendo 48% para AA e 60% para ANA1 (Figuras 1 e 2). Na ANA2, independente da data, mais de 70% da população foram representadas por jovem I (Figura 3). Em todas as datas e áreas amostradas os adultos foram os menos representativos numericamente, sempre menos que 3,5% do total de indivíduos.

A estrutura de tamanho da população de *C. xanthocarpa* foi semelhante nos anos de 1995 e 1996 mudando em 1997 nas AA e ANA1. Na ANA2 a estrutura se manteve estável para todas as datas amostradas (Tabela 1).

Para qualquer área sendo comparada, as maiores diferenças na estrutura de tamanho foram em 1997 (Tabela 2). Houve diferença significativa também em 1995 entre a AA e ANA1. Possivelmente o principal motivo seja a proporção de plântulas, na AA 9% e na ANA1 24% (Figuras 1A e 2A).

As curvas de Lorenz e os coeficientes de Gini, mostraram uma grande hierarquização da população, com alta assimetria dos indivíduos em relação ao diâmetro. Cerca de 80% das plantas responderam por apenas 15 a 35% da soma total de diâmetro (Figuras 4, 5 e 6).

A comparação entre os coeficientes de Gini nas diferentes datas, mostrou haver maior desigualdade de tamanho dos indivíduos (maior assimetria) no ano de 1997 em relação a 1995 e 1996 para a AA (Tabela 3). Entre as áreas amostradas, observou-se que em todas as datas os indivíduos da AA apresentavam maior hierarquia de tamanho que os da ANA2 (Tabela 4).

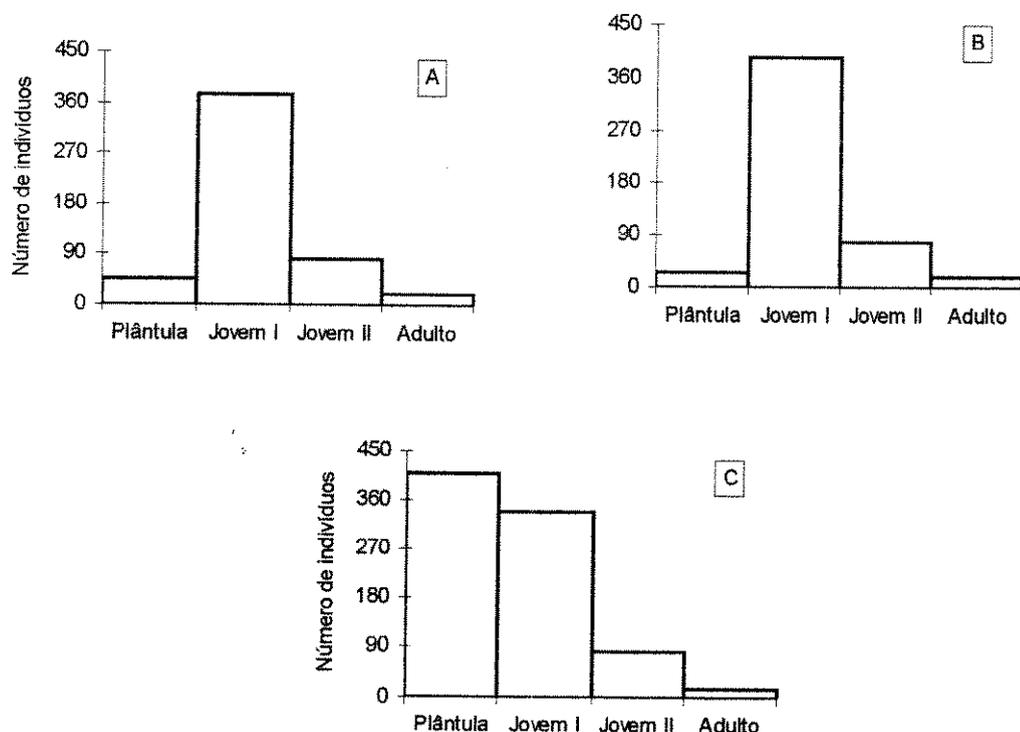


Figura 1. Número de indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa* como plântulas (indivíduos sem ramos), jovem I (>1 ramo a 1,5 m de altura), jovem II (>1,5 de altura a 20 cm de diâmetro) e adultos (>20 cm de diâmetro) na área alagável (AA) para os anos de 1995 (A), 1996 (B) e 1997 (C).

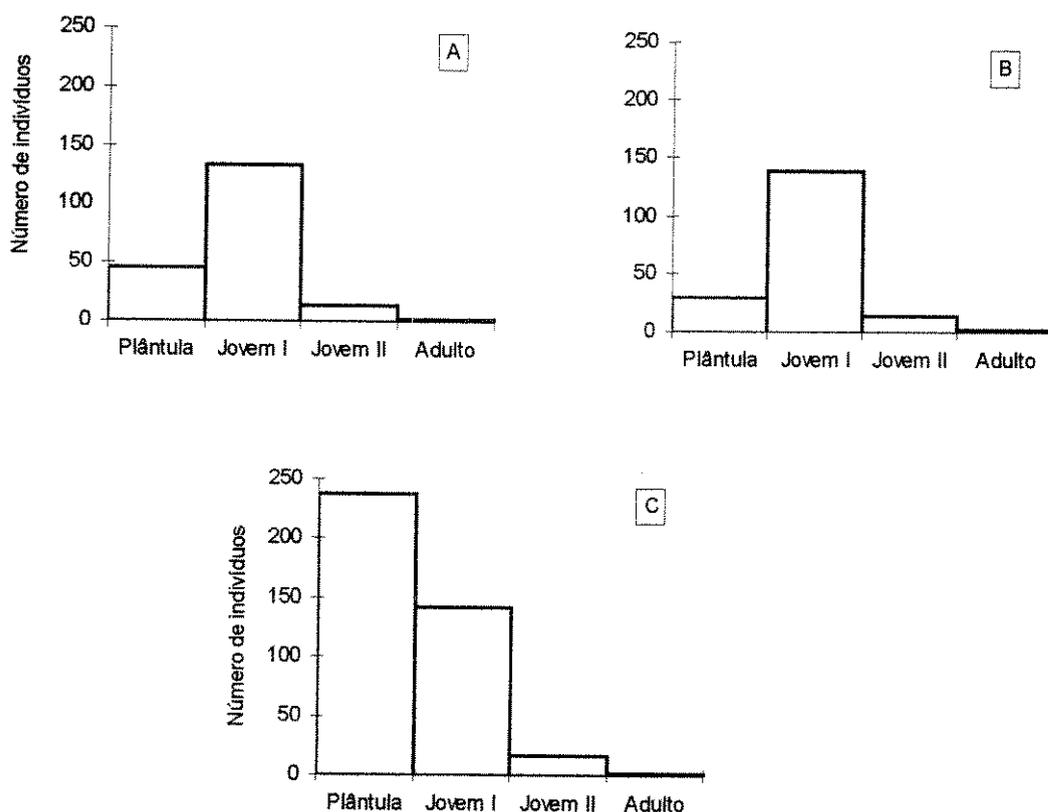


Figura 2. Número de indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa* como plântulas (indivíduos sem ramos), jovem I (>1 ramo a 1,5 m de altura), jovem II (>1,5 de altura a 20 cm de diâmetro) e adultos (>20 cm de diâmetro) na área não alagável 1 (ANA1) para os anos de 1995 (A), 1996 (B) e 1997 (C).

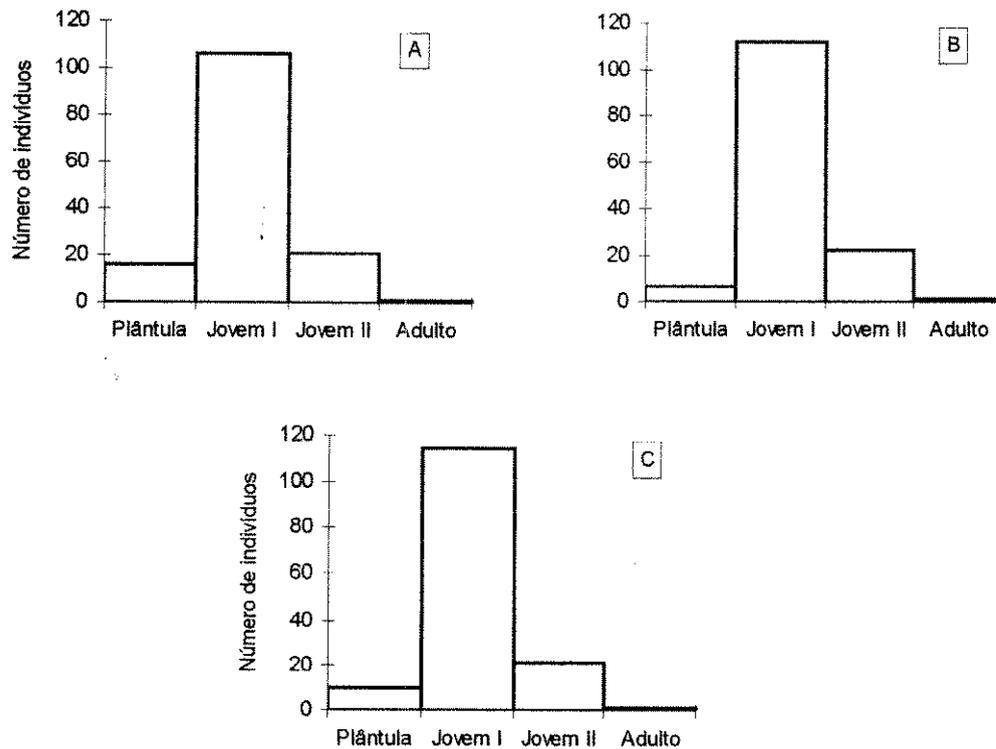


Figura 3. Número de indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa* como plântulas (indivíduos sem ramos), jovem I (>1 ramo a 1,5 m de altura), jovem II (>1,5 de altura a 20 cm de diâmetro) e adultos (>20 cm de diâmetro) na área não alagável 2 (ANA2) para os anos de 1995 (A), 1996 (B) e 1997 (C).

Tabela 1. Comparações das estruturas de tamanho (plântulas, jovem I, jovem II e adulto) da população de *Campomanesia xanthocarpa* do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, entre as diferentes datas de amostragem, pelo teste de Kolmogorov-Smirnov (D).

	AA		ANA1		ANA2	
	D	P	D	P	D	P
95 x 96	0,038	>0,10	0,078	>0,10	0,062	>0,10
95 x 97	0,391	<0,001	0,361	<0,001	0,043	>0,10
96 x 97	0,429	<0,001	0,439	<0,001	0,019	>0,10

Tabela 2. Comparações das estruturas de tamanho de *Campomanesia xanthocarpa* (plântulas, jovem I, jovem II e adulto) entre as diferentes áreas de amostragem do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, em 1995, 1996 e 1997, pelo teste de Kolmogorov-Smirnov (D).

	1995		1996		1997	
	D	P	D	P	D	P
AAxANA1	0,148	<0,01	0,107	>0,05	0,117	<0,005
AAxANA2	0,038	>0,10	0,028	>0,10	0,411	<0,001
ANA1xANA2	0,125	>0,10	0,108	>0,10	0,528	<0,001

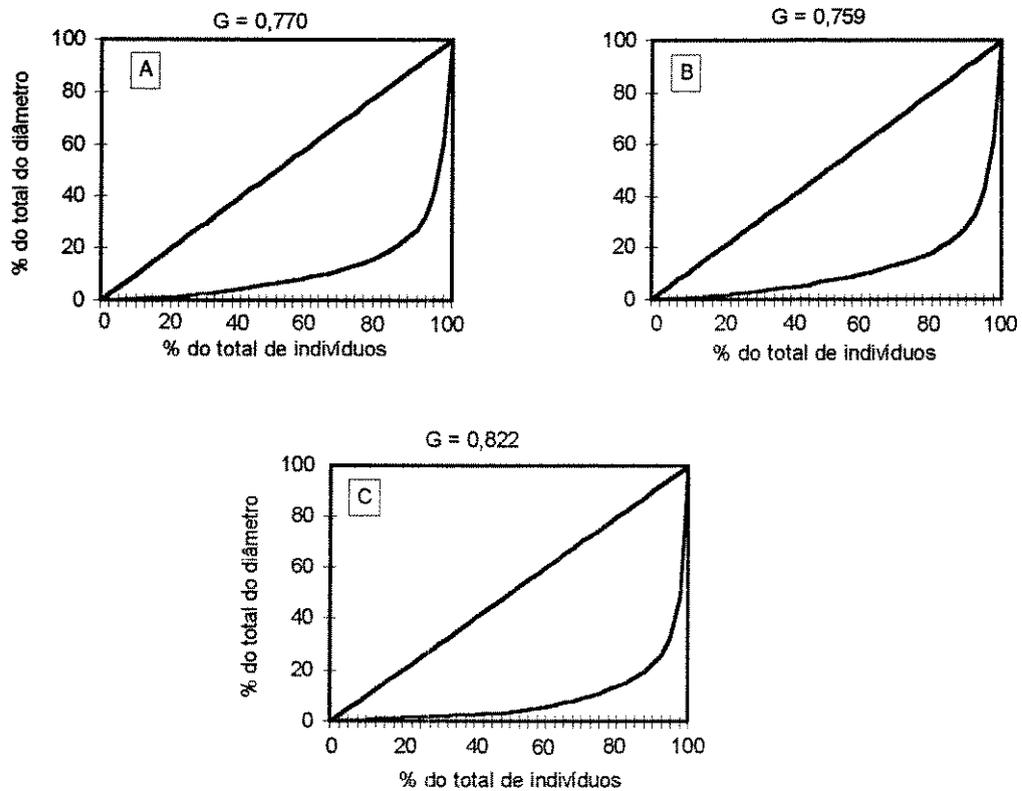


Figura 4. Curvas de Lorenz e respectivos coeficientes de Gini para o diâmetro de *Campomanesia xanthocarpa* da área alagável (AA) nos anos de 1995 (A), 1996 (B) e 1997 (C).

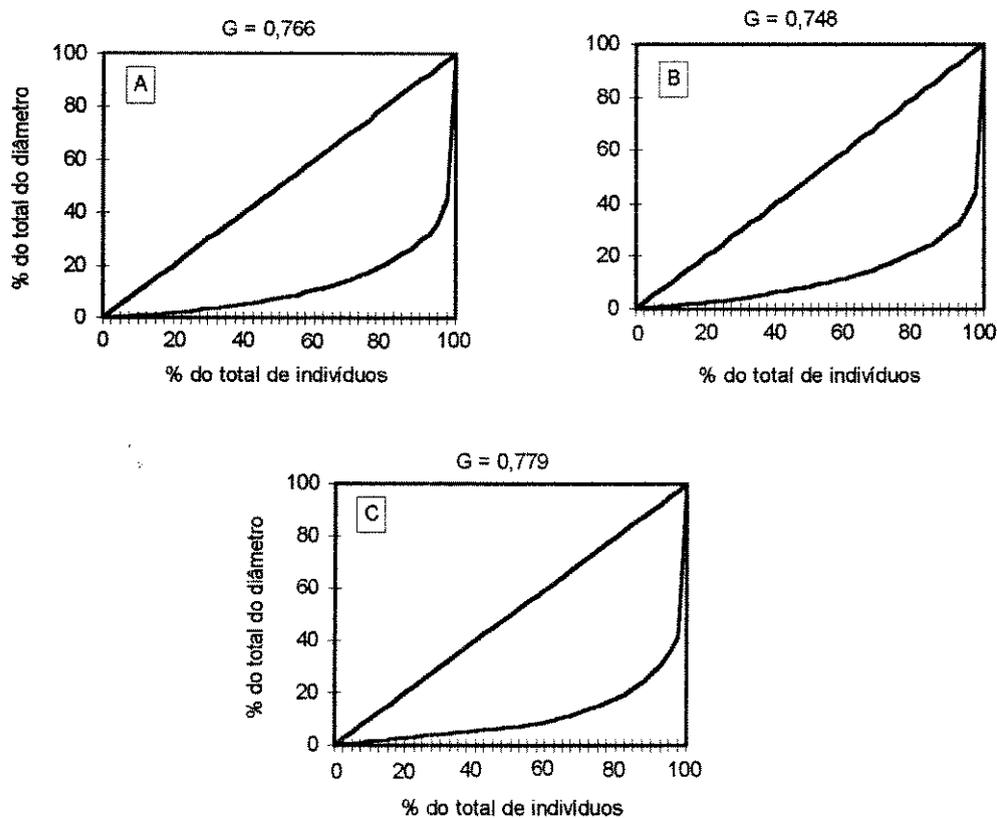


Figura 5. Curvas de Lorenz e respectivos coeficientes de Gini para o diâmetro de *Campomanesia xanthocarpa* da área não alagável 1 (ANA1) nos anos de 1995 (A), 1996 (B) e 1997 (C).

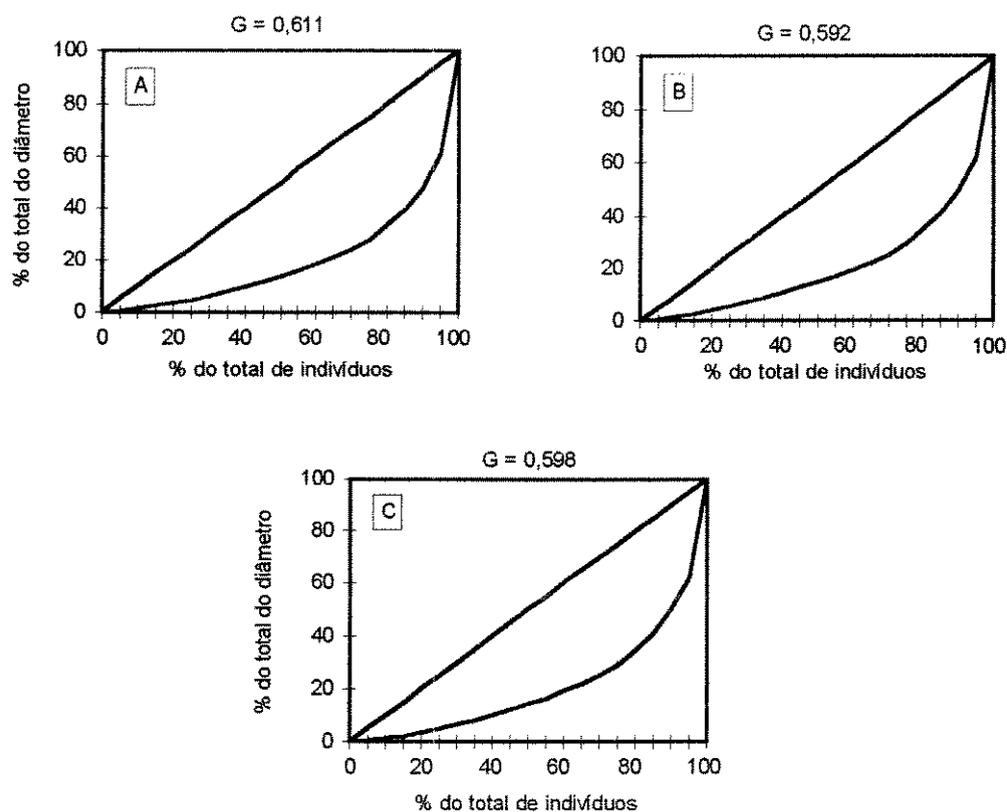


Figura 6. Curvas de Lorenz e respectivos coeficientes de Gini para o diâmetro de *Campomanesia xanthocarpa* da área não alagável 2 (ANA2) nos anos de 1995 (A), 1996 (B) e 1997 (C).

Tabela 3. Comparações dos coeficientes de Gini (G) para o diâmetro de *Campomanesia xanthocarpa*, entre as diferentes datas de amostragem (95, 96, 97) em três áreas do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, pelo teste de Bootstrap.

Área	G (95)	G (96)	G (97)	p
AA	0,770	0,759	-	0,81
	0,770	-	0,822	<0,05
	-	0,759	0,822	<0,05
ANA1	0,766	0,748	-	0,92
	0,766	-	0,779	0,78
	-	0,748	0,779	0,81
ANA2	0,611	0,592	-	0,81
	0,611	-	0,598	0,94
	-	0,592	0,598	0,96

Tabela 4. Comparações dos coeficientes de Gini (G) para o diâmetro de *Campomanesia xanthocarpa*, entre as diferentes áreas de amostragem (AA, ANA1, ANA2) do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, em 1995, 1996 e 1997, pelo teste de Bootstrap.

Data	G (AA)	G (ANA1)	G (ANA2)	p
95	0,770	0,766	-	0,73
	0,770	-	0,611	<0,05
	-	0,766	0,611	0,47
96	0,759	0,748	-	0,66
	0,759	-	0,592	<0,05
	-	0,748	0,592	0,36
97	0,822	0,779	-	0,48
	0,822	-	0,598	<0,05
	-	0,779	0,598	0,15

Discussão

As estruturas de tamanho de *C. xanthocarpa* nos anos de 1995 e 1996 e na ANA2 também em 1997, foram caracterizadas por uma quantidade de plântulas bastante inferior a jovem I. Já nas AA e ANA1 em 1997, as plântulas foram as mais numerosas. Estas poucas vezes que houve diferenças nas estruturas de tamanho da população entre as datas foi devido a um evento reprodutivo episódico. *C. xanthocarpa* apresenta fenologia irregular, onde os anos de safra com

grande produção de frutos, são intercalados com anos de contra-safra, com pouca ou nenhuma produção (Capítulo 6).

Recrutamentos episódicos tem sido considerado um dos responsáveis por variações na estrutura de tamanho das populações em diferentes épocas (Clark & Clark 1987). Isto foi observado em *Copaifera pubiflora* (Ramirez & Arroyo 1990) e em *Phyllica arborea* (Milton et al. 1993).

Considerando as causas que podem afetar a estrutura de tamanho das populações tanto no tempo como no espaço descritas por Weiner & Solbrig (1984), os resultados com *C. xanthocarpa* mostraram que a principal causa que influenciou nas variações na estrutura da população num curto espaço de tempo, foi a diferença de idade. Efeitos de herbívoros, parasitas e patógenos, variação genética, heterogeneidade de recursos e competição parece ter uma importância menor. No caso do efeito dos herbívoros, foi observado que nesta espécie a herbivoria foliar não provoca um aumento na mortalidade dos indivíduos (Capítulo 7).

Anteriormente a 1995, ocorreram anos em que *C. xanthocarpa* apresentou alta germinação, quando provavelmente sua estrutura de tamanho se apresentou igual à das AA e ANAI em 1997. Sendo assim, analisando as estruturas de tamanho obtidas nos três anos estudados, pode-se sugerir que as plântulas desta espécie não permanecem neste estágio por longos períodos, semelhante ao observado por Leite et al. (1982) em *Pithecolobium racemosum* da Amazônia. O contrário tem sido sugerido por estudos onde a estrutura de tamanho se mantém com grande quantidade de indivíduos menores por períodos interanuais (Webb et al. 1972, Santos 1991).

Em *C. xanthocarpa* o alagamento não interferiu na estrutura de tamanho da população, contrariando o que foi descrito por Clark & Clark (1987). Além disso, a maior luminosidade e maior amplitude térmica da AA (Bianchini 1998) também não interferiu na estrutura de tamanho ao ponto de diferenciar esta área das áreas não alagáveis. As diferenças mais significativas entre áreas ocorreram na realidade, em função da reprodução ocorrida no final de 1996 (Capítulo 6). Semelhanças na estrutura de tamanho de populações em diferentes sítios de uma mesma formação florestal têm sido observado por vários autores (De Steven & Putz 1984, Olmsted & Alvarez-Buylla 1995, West 1995). No entanto, Milton et al. (1993), Olmsted & Alvarez-Buylla (1995) e West (1995) observaram também diferenças entre sítios, e sugeriram ser principalmente por causa de diferenças na produção de sementes, germinação e sobrevivência de plântulas.

A hierarquia de tamanho em *C. xanthocarpa*, está representando a estrutura de tamanho da população. Sendo assim, a não diferença apresentada entre os coeficientes de Gini na maioria das datas e áreas comparadas, reforça a estabilidade da estrutura de tamanho da população no tempo e no espaço. Os maiores coeficientes de Gini em 1997 para a AA foram em função da germinação, pois um elevado número de plântulas favorece o aumento da hierarquia de tamanho.

A população de *C. xanthocarpa* do Parque encontrou-se hierarquizada. Este resultado indica que embora haja grande quantidade de indivíduos jovens, poucos se tornarão adultos reprodutivos. Ou seja, a seleção dos indivíduos ocorre em categoria anteriores aos adultos, como por exemplo no estabelecimento dos mais jovens. Esta afirmação está de acordo com o Capítulo 3, onde se observou que a maior mortalidade ocorre nos indivíduos menores (plântula e jovem I) e que o recrutamento de jovem I para jovem II é muito baixo (Capítulo 3), o que explica também a grande redução no número de jovem II comparado com jovem I observada nas estruturas de tamanho da população das diferentes áreas.

Para a espécie estudada, diferenças que podem ocorrer na estrutura de tamanho da população no tempo e no espaço, parece ser devido a um estágio de plântulas que é efêmero. A flutuação no número de plântulas não afeta a estabilidade das outras classes, sugerindo que ao longo do tempo, independentemente da área amostrada, a estrutura de tamanho da população permanece estável, com todos os estádios ou classes de tamanho representados, não havendo portanto falha na regeneração. Desse modo, proporcionalmente, a disponibilidade de indivíduos para serem recrutados para uma classe de tamanho maior seria semelhante entre as áreas.

Referências bibliográficas

- BIANCHINI, E. 1998. Ecologia de população de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Tese de doutorado, UNICAMP, Campinas, SP.
- CLARK, D.A. 1994. Plant Demography. In: La Selva: ecology and natural history of a neotropical rainforest (I. McDade & A. Lucinda ed.). The University of Chicago Press. Chicago. p. 90-105.
- CLARK, D.B. & CLARK, D.A. 1987. Population ecology and microhabitat distribution of *Dipteryx panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. *Biotropica* 19:236-244.
- DE STEVEN, D. & PUTZ, F.E. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipteryx panamensis*, in Panama. *Oikos* 43:207-216.
- HARPER, J.L. 1977. Population biology of plants, Academic Press, London.
- LEITE, A.M.C., RANKIN, J.M. & LLERAS, E. 1982. Ecologia de plântulas de *Pithecolobium racemosum* Ducke. O comportamento populacional de plântulas. *Acta Amazônica* 12:529-548.
- MARTINS, P.S. 1987. Estrutura populacional, fluxo gênico e conservação "in situ". *IPEF*. 35:71-78.

- MILTON, S.J., RYAN, P.G., MOLONEY, C.L., COOPER, J. & DEAN, W.R.J. 1993. Disturbance and demography of *Phyllica arborea* (Rhamnaceae) on the Tristan-Gough group of islands. *Botanical Journal of Linnean Society* 111:55-70.
- OLMSTED, I. & ALVAREZ-BUYLLA, E. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications* 5:484-500.
- RAMIREZ, N. & ARROYO, M.K. 1990. Estructura poblacional de *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae; Caesalpinioideae) en los Altos Llanos Centrales de Venezuela. *Biotropica* 22: 124-132.
- REITZ, P.R. 1977. Flora ilustrada catarinense - Myrtaceas. Parte 1. Raolino Reitz (ed), Itajaí.
- SANTOS, F.A.M. 1991. Padrão espacial de jovens em relação a adultos de espécies arbóreas de cerrado que ocorrem no Estado de São Paulo. Tese de doutorado, UNICAMP, Campinas, SP.
- SIEGEL, S. 1975. Estatística não-paramétrica para ciências do comportamento. Editora McGraw-Hill do Brasil Ltda, Rio de Janeiro.
- SILVA, D.M. 1991. Estrutura de tamanho e padrão espacial de uma população de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) em mata mesófila semidecídua no município de Campinas, SP. Tese de mestrado, UNICAMP, Campinas, SP.
- SILVEIRA, M. 1993. Estrutura vegetacional em uma topossequência no Parque Estadual "Mata dos Godoy", Londrina, PR. Tese de mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR.
- WEBB, L.J., TRACEY, J.G. & WILLIAMS, W.T. 1972. Regeneration pattern in the subtropical rain forest. *Journal Ecology* 60:675-695.
- WEINER, J. & SOLBRIG, T. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecology* 61:334-336.
- WEST, C.J. 1995. Sustainability of *Beilschmiedia tawa*-dominated Forest in New Zealand: population predictions based on transition matrix model analysis. *Australian Journal Botany* 43:51-71.
- ZAR, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. 2 ed. Prentice Hall., New Jersey.

Capítulo 3

Dinâmica populacional de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do Parque Estadual Mata dos Godoy-PR

ABSTRACT - (Population dynamics of *Camponanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) in the Mata do Godoy State Park-PR). In order to describe the *Camponanesia xanthocarpa* population dynamics in the Mata dos Godoy State Park, Londrina, PR, Brazil, three 5000 m² areas were set; one flooded (AA) but the other two (ANA1 and ANA2) did not. For the matrixes, the population was divided into seedlings (individuals without branches), juvenile I (>1 branch at 1.5 m high), juvenile II (>1.5 m high at 20 cm diameter) and adults (>20 cm diameter). The greatest numerical variation was in the 96-97 period in the trimesters from November to February (ingress) and February to May (death of seedling and Juvenile I). Mortality in this period was considerably greater in AA because of flooding. Fertility was greater in 96-97, with ANA1 showing the highest value and ANA2 the lowest. Survival was high for juvenile I, juvenile II and adults. The probability of the transition of the seedling to juvenile I in AA differed between 95-96 (63%) and 96-97 (7.7%). In the 96-97 period 7.7% of the AA were different from ANA1 (31%) and ANA2 (57%). Finite population growth rate (λ) was less than 1 in the 95-96 period and greatest in 96-97 in these three areas. The differences in the dynamics were due to the numerical variations of smaller individuals, however, considering the long term it is possible that the population is stable in the Park.

RESUMO - (Dinâmica populacional de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do Parque Estadual Mata dos Godoy-PR) Para descrever a dinâmica populacional de *C. xanthocarpa* no Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W), Londrina, PR, Brasil, foram demarcadas três áreas de 5000 m² cada, sendo uma alagável (AA) e duas não (ANA1 e ANA2). Para as matrizes, dividiu-se a população em plântulas (indivíduos sem ramos), jovem I (>1 ramo a 1,5 m de altura), jovem II (>1,5 m de altura a 20 cm de diâmetro) e adultos (>20 cm diâmetro). A maior variação numérica ocorreu no período 96-97 nos trimestres de novembro a fevereiro (ingresso) e fevereiro a maio (mortalidade de plântula e jovem I). A mortalidade neste período foi bem superior na AA devido ao alagamento ocorrido. A fecundidade foi maior em 96-97, com ANA1 apresentando o maior valor e ANA2 o menor. A sobrevivência foi alta para jovem I, jovem II e adulto. Ocorreu diferença na probabilidade de transição de plântula para jovem I na AA comparando 95-96 (63%) com 96-97 (7,7%). No período 96-97 os 7,7% da AA foi diferente de ANA1 (31%) e ANA2 (57%). Para as três áreas a taxa de crescimento finita da população (λ) foi menor que 1 no período 95-96 e maior em 96-97. As diferenças na dinâmica foram em função das variações numéricas de indivíduos menores, entretanto considerando longo tempo é possível que a população esteja estável no Parque.

Key words - Brazil, *Campomanesia xanthocarpa*, flooded area, matrix population models, population dynamic, semi-deciduous forest

Introdução

As comunidades florestais são dinâmicas, ocorrendo continuamente mudanças nos indivíduos e nas populações. Nestas comunidades, estudos sobre a dinâmica de populações arbóreas são importantes, visto que traz conhecimentos que podem ser analisados do ponto de vista ecológico, evolutivo e de manejo (Schupp 1990).

Fatores bióticos (competição, predação, patógenos) e abióticos (luz, água, nutrientes) têm um efeito direto na germinação, padrão de recrutamento, reprodução e morte de indivíduos e as conseqüências são refletidas na população. Portanto, a abundância de cada táxon em uma comunidade dependerá do número de microsítios favoráveis à sua regeneração (Boutin & Harper 1991).

Estudos demográficos são necessários para avaliar a natureza e o efeito das forças seletivas que operam dentro e entre espécies (Harper & White 1974, Werner & Caswell 1977, Solbrig 1980). A demografia de plantas é avaliada a partir das mudanças numéricas, contando os indivíduos de uma amostra da população em diferentes períodos, obtendo informações sobre os sobreviventes, as perdas e os ganhos (Sheil et al. 1995, Sheil & May 1996). A sustentabilidade de uma espécie é principalmente determinada pelo balanço da taxa de natalidade e mortalidade dos indivíduos (Olmsted & Alvarez Buylla 1995).

A dinâmica populacional de espécies arbóreas pode ser muito irregular em pequenas escalas temporais e espaciais (Sheil & May 1996). West (1995) sugere que é esperado que as taxas de crescimento, mortalidade e fecundidade variem de ano para ano nas populações arbóreas. No entanto, estudos sobre diferenças anuais nessas taxas, são escassos na literatura (Schupp 1990, De Steven 1994).

Diferenças entre áreas de uma mesma floresta podem ter grande influência no estabelecimento e sobrevivência das plantas (De Steven 1994). Trabalhos comparando áreas com diferentes graus de luminosidade, têm relatado que este fator exerce forte influência na dinâmica populacional das espécies (Clark & Clark 1992). Entretanto, Sacchi e Price (1992) e Milton et al. (1994) citam que distúrbios climáticos episódicos, como seca e alagamento, podem ter um profundo efeito na dinâmica populacional, o que pode provocar grandes variações tanto temporais como espaciais.

A floresta Parque Estadual Mata dos Godoy, PR apresenta variação ambiental da porção norte comparada com a porção sul, que apresenta áreas alagáveis. É possível que o alagamento provoque diferenças temporais e espaciais na dinâmica populacional de espécies que têm indivíduos ocorrendo tanto na área alagável como na não alagável. Com o objetivo de descrever a dinâmica populacional de *Campomanesia xanthocarpa*, uma espécie comum nas duas porções da floresta, procurou-se responder às seguintes questões: Existe variação temporal na dinâmica da população

de *C. xanthocarpa*? A dinâmica populacional de *C. xanthocarpa* é diferente entre área alagável e não alagável do Parque?

Material e métodos

O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W), Londrina, PR, Brasil, encontrando-se sob o trópico de Capricórnio. A floresta do Parque, em ótimas condições de preservação, apresenta uma área de 680 ha. O relevo apresenta uma suave planície na porção norte, contando com algumas colinas paralelas, com declive moderado na parte sul. A encosta destas colinas pode atingir o rio dos Apertados, que delimita a parte sul do Parque, formando elevados barrancos ou pode terminar em uma área aluvial com cerca de 10-30m de largura, as quais estão sujeitas a inundações. A formação florestal é classificada como floresta estacional semidecidual (Silveira 1993).

A espécie estudada *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae), é conhecida como gabirobeira ou gabiroba. Árvore de dossel de 10 a 20 m de altura e comumente com um diâmetro de 30 a 50 cm. É seletiva higrófito e mesófito até heliófito, abundante em solo úmido, tais como depressões dos terrenos ou proximidade de rios (maiores informações sobre a espécie ver Reitz 1977).

Para estudar a dinâmica populacional de *C. xanthocarpa* em diferentes áreas do Parque, foram definidas três áreas de amostragem de 5000 m² (0,5 ha) cada, sendo uma sujeita a inundação e duas não. A área alagável (AA) localiza-se às margens do ribeirão dos Apertados em terreno plano, numa altitude de aproximadamente 500 m. As áreas não alagáveis (ANA), distando cerca de 2 km do ribeirão, numa altitude de aproximadamente 600 m, foram chamadas de ANA1 e ANA2. As análises das áreas foram feitas separadamente, possibilitando ver se os resultados das ANA apresentavam-se mais homogêneos quando comparados aos da AA.

Para facilitar a localização e contagem dos indivíduos, dividiu-se cada área em 50 parcelas de 10 x 10m (100m²). Dentro de cada parcela, em maio de 1995, todos os indivíduos foram marcados com plaquetas metálicas numeradas. Trimestralmente, durante o período de maio de 1995 a maio de 1997, registrou-se a mortalidade dos indivíduos e o ingresso de plantas recém germinadas.

Nesse estudo os indivíduos foram separados em quatro categorias, sendo dois estádios (sem ramos - plântula; > 20 cm de diâmetro - adultos) e duas classes de tamanho (1 ramo até 1,5 m de altura - jovem I; > 1,5 m de altura a 20 cm de diâmetro - jovem II), conforme detalhado no Capítulo 2. Foram elaborados diagramas de caixas, apresentando o número de indivíduos existentes e a passagem entre categorias no tempo.

A dinâmica populacional foi descrita utilizando-se de matrizes (Caswell 1989), em que

$$n(t+1) = A.n(t),$$

onde n é um vetor coluna cujo os elementos n_i são os números de indivíduos em cada categoria no tempo t ou $t+1$, e A representa a matriz quadrada com a probabilidade de transição entre categorias do ciclo de vida (matriz de transição).

Para verificar a existência de variação temporal e espacial na dinâmica populacional de *C. xanthocarpa* no Parque, o modelo de matrizes de Lefkovitch (1965) foi usado para estimar a taxa de crescimento finita da população (λ), no período de maio de 1995 a maio de 1996 (95-96) e no período de maio de 1996 a maio de 1997 (96-97). As estimativas foram feitas anualmente utilizando-se o programa RAMAS/stage, versão 1.2 (Ferson 1990). Para cada período anual foram obtidos dois valores de λ , quando em uma das categorias não houve recrutamento ou morte. Nesses casos, foram feitas simulações para obter o valor mínimo de λ considerando um indivíduo morto ou recrutado e para o valor máximo considerou-se uma probabilidade igual a 0,0001. Desse modo, para cada área amostral, nos diferentes períodos, foram utilizadas duas matrizes de transição para estimar a faixa de valores possíveis de λ .

Nas matrizes, cada elemento a_{ij} representa a probabilidade de transição da categoria j para a categoria i no período de um ano. Os elementos na primeira linha representam a contribuição de cada categoria j para a categoria plântula, que no caso dos adultos foi estimada pela divisão do número de ingressantes pela quantidade de adultos (fecundidade). Os elementos na diagonal principal (a_{ij} , com $i=j$) representam a probabilidade de permanência na mesma categoria (sobrevivência), enquanto os elementos na subdiagonal (a_{ij} , com $i-1=j$) representam a probabilidade de transição de uma categoria para a próxima (crescimento). O restante das entradas a_{ij} representam transição de uma categoria para a anterior, devido à perda de ramos ou quebra, que constituem os elementos acima da diagonal principal (Olmsted & Alvarez-Buylla 1995).

Resultados

O número de indivíduos de *C. xanthocarpa* variou pouco no período 95-96. Já no período 96-97, nos trimestres de novembro a fevereiro e de fevereiro a maio, ocorreram grandes variações no total de indivíduos na AA e também na ANA1 (Figura 1). Nestas áreas, a maior variação numérica ocorrida no período 96-97 se deve ao grande ingresso e posterior mortalidade de indivíduos (Figura 2 e 3). Embora tenha ocorrido em menor quantidade, na ANA2 também foi observado mais ingresso e mortalidade em 96-97 (Figura 4).

Em todas as áreas e períodos amostrados, verificou-se mortalidade somente de plântulas e jovens I. Houve grande diferença entre a AA e as ANA na mortalidade dos indivíduos que germinaram no período 96-97. Neste período, na AA morreram de duas a três vezes mais indivíduos ingressantes que nas ANA (Figuras 2, 3 e 4).

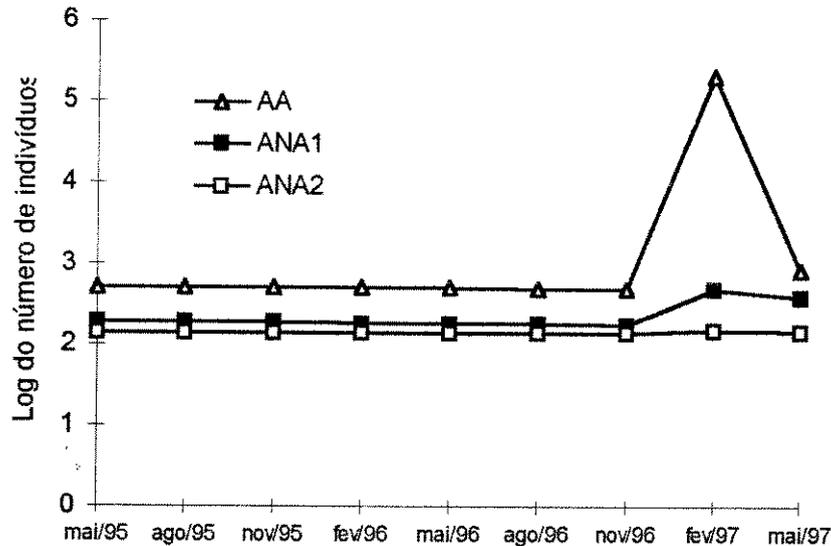


Figura 1. Variações trimestrais no número de indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa* da área alagável (AA), área não alagável 1 (ANA1) e área não alagável 2 (ANA2) no período de maio de 1995 a maio de 1997.

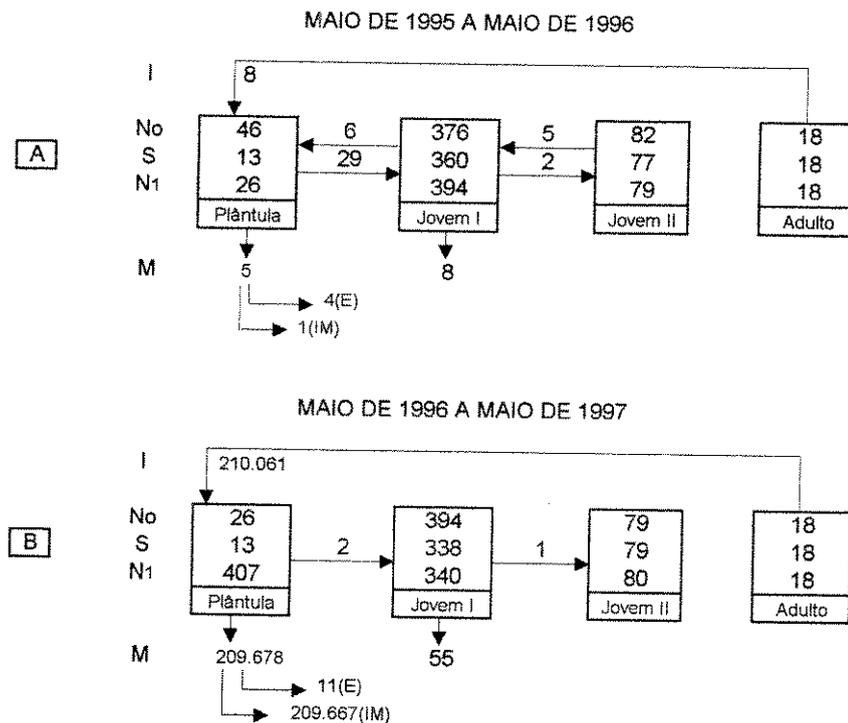


Figura 2. Diagrama de caixa representado o ingresso, a mortalidade e recrutamento dos indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa* em diferentes categorias na área alagável (AA), para os períodos 95-96 (A) e 96-97 (B). (I = ingressantes, No = número inicial de indivíduos, S = sobreviventes na mesma classe, N1 = número de indivíduos no final, M = mortos, ← = quebrou, morreu parte de cima ou perdeu ramos, E = indivíduos que já existiam e morreram, IM = ingressaram e morreram durante o período).

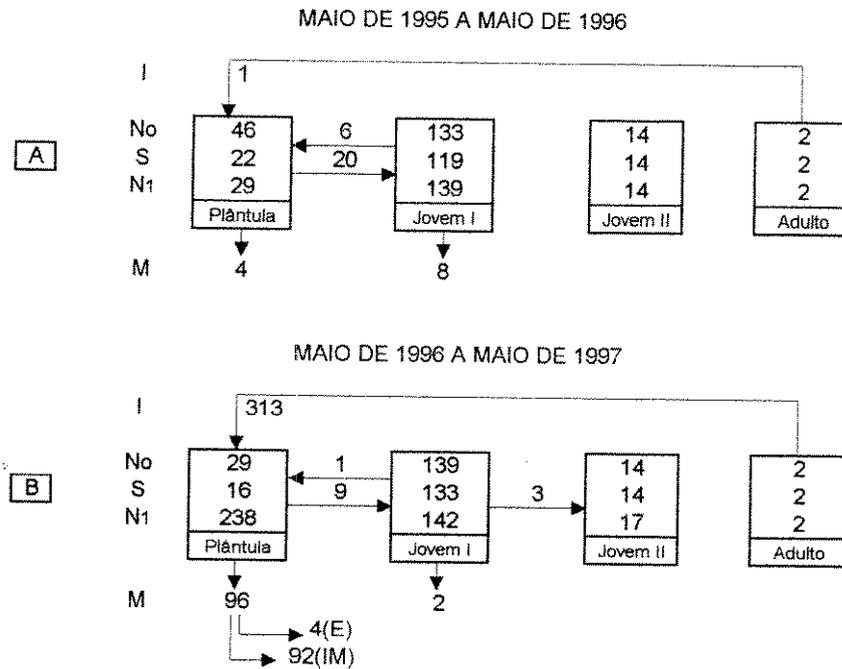


Figura 3. Diagrama de caixa representado o ingresso, a mortalidade e recrutamento dos indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa* em diferentes categorias na área não alagável 1 (ANA1), para os períodos 95-96 (A) e 96-97 (B). (I = ingressantes, No = número inicial de indivíduos, S = sobreviventes na mesma classe, N1 = número de indivíduos no final, M = mortos, ← = quebrou, morreu parte de cima ou perdeu ramos, E = indivíduos que já existiam e morreram, IM = ingressaram e morreram durante o período).

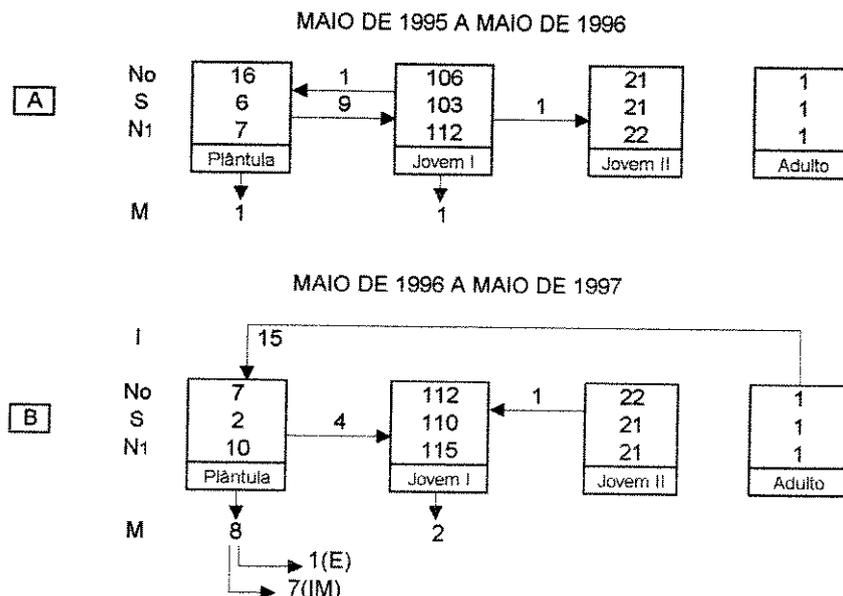


Figura 4. Diagrama de caixa representado o ingresso, a mortalidade e recrutamento dos indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa* em diferentes categorias na área não alagável 2 (ANA2), para os períodos 95-96 (A) e 96-97 (B). (I = ingressantes, No = número inicial de indivíduos, S = sobreviventes na mesma classe, N1 = número de indivíduos no final, M = mortos, ← = quebrou, morreu parte de cima ou perdeu ramos, E = indivíduos que já existiam e morreram, IM = ingressaram e morreram durante o período).

Não considerando os indivíduos ingressantes no período, a mortalidade cumulativa de plântulas e jovens I diferiu entre 95-96 e 96-97, principalmente na AA (Figura 5). Nessa área houve um alto incremento da mortalidade cumulativa dessas categorias de fevereiro a maio de 1997.

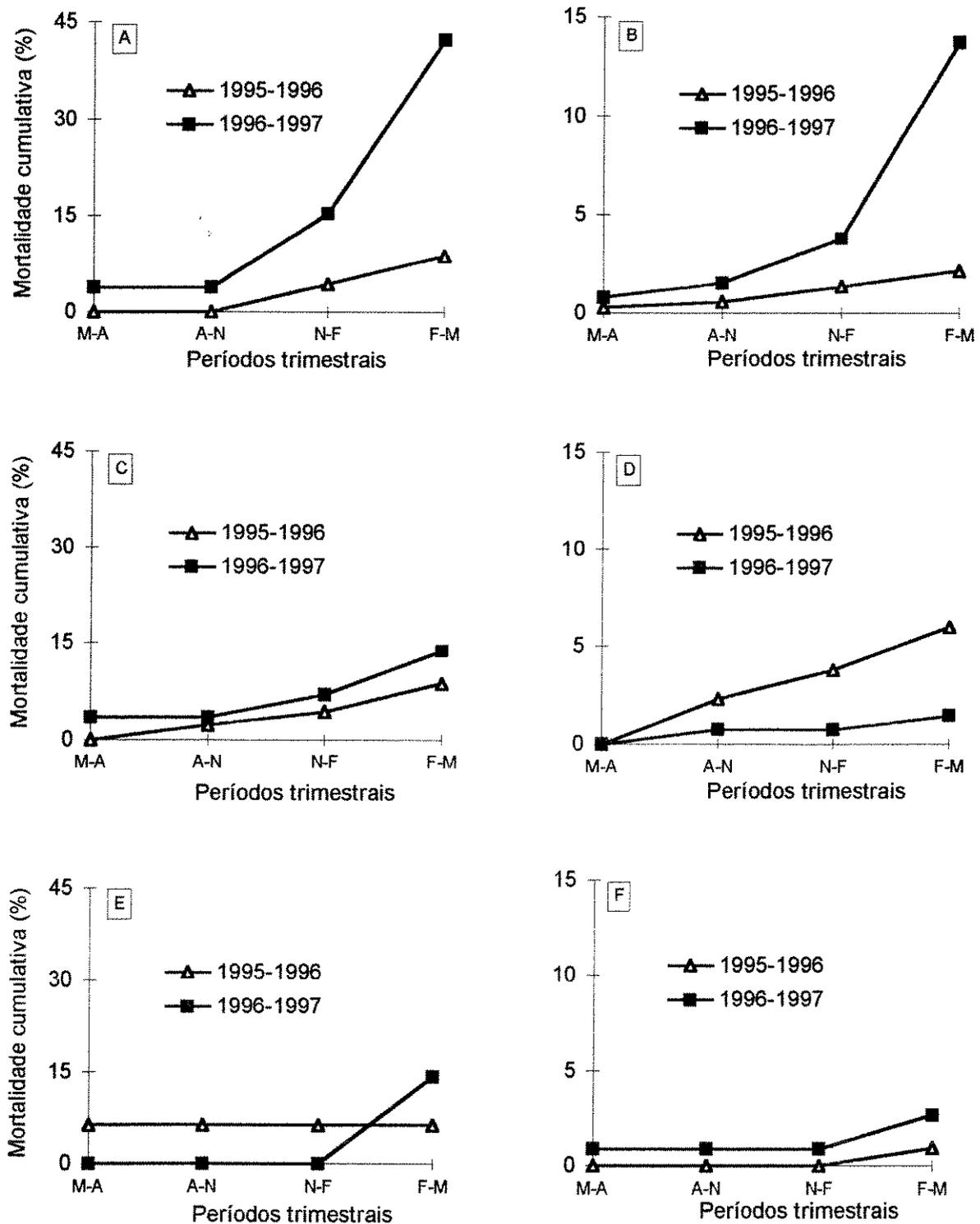


Figura 5. Mortalidade cumulativa de *Campomanesia xanthocarpa* para plântula da AA (A), ANA1 (C) e ANA2 (E) e para jovem I da AA (B), ANA1 (D) e ANA2 (F) nos períodos 95-96 e 96-97. Foram considerados apenas os indivíduos que já existem no início do período.

A fecundidade foi maior no período 96-97, diferindo entre as áreas, com ANA1 apresentando o maior valor e ANA2 o menor. A probabilidade de permanência na mesma categoria foi muito alta para jovem I (85 a 98%), jovem II e adulto (94 a 100%) e bem menor para plântulas (28 a 55%) (Tabelas 1, 2 e 3).

Tabela 1. Matrizes de Lefkovitch para *Campomanesia xanthocarpa* na AA do Parque Estadual Mata dos Godoy. (a) são dados de 1995-1996 e (b) são dados de 1996-1997. Valores seguidos por um asterisco representam simulação de recrutamento ou morte de um indivíduo e valores seguidos de dois asteriscos representam que nenhum indivíduo morreu ou recrutou; nestes casos foi considerado um valor de probabilidade igual a 0,0001.

(a) 1995-1996

	Plântula	Jovem I	Jovem II	Adulto
Plântula	0,2826	0,0160	0	0,3889
Jovem I	0,6304	0,9574	0,610	0
Jovem II	0	0,0053	0,9269 0,9390	0
Adulto	0	0	0,0121* 0,0001**	0,9445* 0,9999**

(b) 1996-1997

	Plântula	Jovem I	Jovem II	Adulto
Plântula	0,5000	0	0	21,89
Jovem I	0,0769	0,8579	0	0
Jovem II	0	0,0025	0,9874 0,9999	0
Adulto	0	0	0,0126* 0,0001**	0,9445* 0,9999**

Nas ANA a probabilidade de transição de plântula para jovem I quase não variou nos dois períodos avaliados, entretanto, para a AA foi bem superior no período 95-96 (63%) que 96-97 (7,7%). O valor de 7,7% para a AA foi também bem menor que os apresentados pela ANA1 (31%) e ANA2 (57%) no mesmo período. Já a passagem de jovem I para jovem II foi muito baixa para todas as áreas e períodos estudados. Não se observaram diferenças entre períodos ou áreas quanto a probabilidade de passagem de jovem I para plântula (perda de ramos) e de jovem II para jovem I (quebra).

Se os parâmetros fossem mantidos constantes como os do período 95-96, o modelo populacional usado prediz que, independente da área amostral, a população de *C. xanthocarpa* tenderia a diminuir, segundo os valores da taxa finita de crescimento da população (λ) (Tabela 4). O decréscimo anual maior seria para ANA1 (0,01 a 4,8%) e o menor para AA (0 a 2%). Já considerando os parâmetros do período 96-97, para todas as áreas haveria um aumento de indivíduos na população. O crescimento anual maior seria para a ANA1 (4,3 a 25,9%) e o menor para a AA (0,06 a 2,3%), indicando maior constância na AA (decrece e cresce menos).

Tabela 2. Matrizes de Lefkovitch para *Campomanesia xanthocarpa* na ANA1 do Parque Estadual Mata dos Godoy. (a) são dados de 1995-1996 e (b) são dados de 1996-1997. Valores seguidos por um asterisco representam simulação de recrutamento ou morte de um indivíduo e valores seguidos de dois asteriscos representam que nenhum indivíduo morreu ou recrutou; nestes casos foi considerado um valor de probabilidade igual a 0,0001.

(a) 1995-1996

	Plântula	Jovem I	Jovem II	Adulto
Plântula	0,4783	0,0450	0	0,5000
Jovem I	0,4348	0,8873 0,8946	0	0
Jovem II	0	0,0074* 0,0001**	0,9287 0,9999	0
Adulto	0	0	0,0713* 0,0001**	0,5001* 0,9999**

(b) 1996-1997

	Plântula	Jovem I	Jovem II	Adulto
Plântula	0,5517	0,0072	0	110,5
Jovem I	0,3100	0,9570	0	0
Jovem II	0	0,0216	0,9287 0,9999	0
Adulto	0	0	0,0713* 0,0001**	0,5001* 0,9999**

Tabela 3. Matrizes de Lefkovitch para *Campomanesia xanthocarpa* na ANA2 do Parque Estadual Mata dos Godoy. (a) são dados de 1995-1996 e (b) são dados de 1996-1997. Valores seguidos por um asterisco representam simulação de recrutamento ou morte de um indivíduo e valores seguidos de dois asteriscos representam que nenhum indivíduo morreu ou recrutou; nestes casos foi considerado um valor de probabilidade igual a 0,0001.

(a) 1995-1996

	Plântula	Jovem I	Jovem II	Adulto
Plântula	0,3750	0,0094	0	0
Jovem I	0,5625	0,9717	0	0
Jovem II	0	0,0094	0,9525 0,9999	0
Adulto	0	0	0,0475* 0,0001**	0,0001* 0,9999**

(b) 1996-1997

	Plântula	Jovem I	Jovem II	Adulto
Plântula	0,2857	0	0	8,00
Jovem I	0,5714	0,9733 0,9820	0,0450	0
Jovem II	0	0,0088* 0,0001**	0,9092 0,9544	0
Adulto	0	0	0,0453* 0,0001**	0,0001* 0,9999**

Tabela 4. Estimativa de valores mínimos (* simulando recrutamento ou morte de um indivíduo) e máximos (** sem recrutamento ou morte, nestes casos foi considerado um valor de probabilidade igual a 0,0001) da taxa finita de crescimento da população (λ) nos períodos de 1995-1996 e 1996-1997 para *Campomanesia xanthocarpa* nas três áreas amostradas no Parque Estadual Mata dos Godoy.

	λ			
	1995-1996		1996-1997	
AA	0,9862*	1,0000**	1,0006*	1,0023**
ANA1	0,9518*	0,9999**	1,2585*	1,0429**
ANA2	0,9804*	0,9999**	1,0041*	1,0000**

Discussão

A variação no tempo e entre áreas no tamanho das novas coortes de plântulas, esteve relacionada ao número de árvores reproduzindo e ao número de frutos por árvore, que foram variáveis temporal e espacialmente (Capítulo 6). Variações no ingresso de plântulas de espécies arbóreas tropicais devido a diferenças em períodos reprodutivos, foram observados também por Schupp (1990), De Steven (1994) e West (1995).

Na AA, embora tenha havido maior ingresso no período de novembro de 1996 a fevereiro de 1997, depois de fevereiro houve grande mortalidade. Portanto a fecundidade de *C. xanthocarpa*, que variou muito entre datas e entre áreas, foi menor na AA que ANA1 no período 96-97.

Além dos indivíduos recém germinados, na AA as plântulas já existentes e os jovens I de pequeno porte também experimentaram grande mortalidade no período 96-97. Causas específicas de mortalidade não foram determinadas para cada indivíduo, no entanto para a AA o principal fator foi o alagamento com suas conseqüências fisiológicas (que pode ter tido algum efeito sobre os indivíduos menores que não apresentavam crescimento secundário, ver Capítulo 8, 9) e físicas, como deposição de sedimentos, soterramento de pequenos indivíduos e o arraste devido a ação direta da água corrente e de troncos e galhos em movimento. Isto indica que o alagamento nesta área tem um efeito na dinâmica populacional de *C. xanthocarpa*, podendo provocar variações temporais e espaciais. Sugestão semelhante foi apresentada para uma população de *Salix lasiolepis* ocorrente no norte do Arizona. Foram observadas nesta espécie variações na mortalidade entre diferentes anos e diferentes áreas amostrais, inclusive com aumento de mortalidade em uma determinada área em função do alagamento (Sacchi & Price 1992). Estes autores relatam que eventos estocásticos comumente causam a mortalidade de plântulas e jovens.

Geralmente seca, competição, herbivoria e patógenos são as fontes mais comuns de mortalidade de plântulas e jovens de espécies arbóreas (Cook 1979). Nas ANA estas e outras fontes podem ser as responsáveis pela mortalidade dos indivíduos, pois segundo Sacchi & Price (1992) não é comum na literatura de demografia encontrar uma única causa que seja responsável pela mortalidade.

A probabilidade de sobrevivência de *C. xanthocarpa* foi alta, o que é comum em árvores. Silvertown et al. (1993) trabalhando com várias espécies herbáceas e arbóreas, citam que para as árvores a sobrevivência é mais importante que o crescimento e a fecundidade.

Observou-se também em *C. xanthocarpa* que as maiores probabilidades de sobrevivência foram para as categorias jovem II e adultos, com as menores probabilidades de transição. Estes resultados mostram que indivíduos de categorias maiores apresentam uma dinâmica populacional mais lenta. Resultados e sugestões semelhantes foram apresentados por Alvarez-Buylla et al. (1996) para várias espécies arbóreas tropicais.

No período 95-96 o recrutamento de plântulas para jovem I foi maior na AA que nas ANA. É possível que isto se deva a maior luminosidade apresentada pela AA (Bianchini 1998). Segundo Piñero et al. (1984), a luminosidade é o fator principal afetando o recrutamento de indivíduos entre categorias, em diferentes microsítios.

Apesar da maior luminosidade da AA, houve um grande decréscimo no recrutamento de plântula para jovem I no período 96-97. Estes resultados indicam que o alagamento provocou mortalidade de jovem I que havia sido recrutado no período e afetou o desenvolvimento dos indivíduos de *C. xanthocarpa*. Piñero et al. (1984) relatam que além da luminosidade, outros fatores podem influenciar nas probabilidades de transição, como por exemplo, variações ambientais episódicas ocorrendo durante o ano.

Os valores de λ foram menores que 1 no período 95-96 e maiores que 1 para 96-97, independentemente da área. A variação de ano para ano observada, se deve ao grande ingresso ocorrido no período 96-97, indicando que *C. xanthocarpa* apresenta grandes ingressos episódicos no Parque. Enright & Ogden (1979) sugerem que para populações de árvores de vida longa, o valor de λ pode flutuar em pequenos períodos, sem necessariamente haver extinção ou grande aumento da população.

Entre as áreas, a maior flutuação nos valores de λ observada foi na ANA1. Nesta área houve alto ingresso de plântulas, no entanto em função de não ter ocorrido distúrbios episódicos como na AA, a mortalidade foi menor. É possível que imediatamente após maio de 1997 (fim da amostragem) a mortalidade dos ingressantes tenha aumentado devido ao inverno (observação pessoal), provocando um decréscimo do λ .

Outros trabalhos com espécies arbóreas, também têm observado diferenças nos valores de λ entre datas de amostragem (West 1995) e entre áreas (Piñero et al. 1984, Olmsted e Alvarez-Buylla 1995). Assim como em *C. xanthocarpa*, os valores de λ obtidos nestes estudos foram próximos de 1.

Semelhante ao que foi sugerido para a estrutura de tamanho (Capítulo 2), as maiores diferenças na dinâmica da população de *C. xanthocarpa*, tanto temporal como espacialmente, se deve às variações numéricas dos indivíduos menores. Ao longo do tempo ocorre uma flutuação no número destes indivíduos, provocando uma variação com valores positivos e negativos na taxa de incremento da população (r), ou seja, ocorre uma flutuação nos valores de λ para menor e para maior que 1 ($r = \ln \lambda$). Porém, possivelmente a população de *C. xanthocarpa* no Parque está estável, indicando que a população desta espécie continuará se regenerando, assim como foi concluído no estudo de estrutura de tamanho. Sendo assim as matrizes de transição observadas, diferem da matriz de transição média de longo tempo, assim como sugerido por Olmsted & Alvarez-Buylla (1995) para *Thrinax radiata*.

Referências bibliográficas

- ALVAREZ BUYLLA, E.R., GARCÍA-BARRIOS, R. LARA-MORENO, C. & MARTINEZ-RAMOS, M. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:387-421.
- BIANCHINI, E. 1998. Ecologia de população de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Tese de doutorado, UNICAMP, Campinas, SP.
- BOUTIN, C. & HARPER, J.L. 1991. A comparative study of the population dynamics of five species of *Veronica* in natural habitats. *Journal of Ecology* 79:199-221.
- CASWELL, H. 1989. Matrix population models. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs*. 62: 315-344.
- COOK, R.E. 1979. Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants. In *Topics in plant population biology* (O.T. Solbrig, S. Jain, G.B. Johnson & P. H. Raven, ed.). Columbia University Press, New York, p.207-234.
- DE STEVEN, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 10:369-383.
- ENRIGHT, N.J. & OGDEN, J. 1979. Applications of transition matrix models in forest dynamics: *Araucaria* in Papua New Guinea and *Nothofagus* in New Zealand. *Australian journal of Ecology* 4:3-23
- FERSON, S. 1990. Generalized stage-based modeling for population dynamics. Exeter software, Inc., New York.
- HARPER, J.L. & WHITE, J. 1974. The demography of plants. *Annual Review Ecology and Systematics* 5:419-463.
- LEFKOVITCH, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrika* 21:1-18.
- MILTON, K., LACA, E.A. & DEMMENT, M.W. 1994. Successional patterns of mortality and growth of large trees in a Panamanian lowland forest. *Journal of Ecology* 82:79-87.
- OLMSTED, I. & ALVAREZ-BUYLLA, E. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications* 5:484-500.
- PIÑERO, D., MARTINEZ-RAMOS, M. & SARUKHÁN, J. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72:977-991.

- REITZ, P.R. 1977. Flora ilustrada catarinense - Myrtaceas. Parte 1. Raolino Reitz (ed), Itajaí.
- SACCHI, C.F. & PRICE, P.W. 1992. The relative roles of abiotic and biotic factors in seedlings demography of arroyo willow (*Salix lasiolepis*: salicaceae), American Journal of Botany 79:395-405.
- SCHUPP, E.W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. Ecology 7:504-515.
- SHEIL, D., BURSLEM, D.F.R.P. & ALDER, D. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. Journal of Ecology 83:331-333.
- SHEIL, D. & MAY, R.M. 1996. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. Journal of Ecology 84:91-100.
- SILVEIRA, M. 1993. Estrutura vegetacional em uma topossequência no Parque Estadual "Mata dos Godoy", Londrina, PR. Tese de mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- SILVERTOWN, J., FRANCO, M., PISANTY, I. & MENDOZA, A. 1993. Comparative plant demography - relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. Journal of Ecology 81:465-476.
- SOLBRIG, O.T. 1980. Demography and natural selection. In: Demography and evolution in plant populations (O. T. Solbrig ed.). Blackwell Science Publications, Oxford. p. 1-20.
- WEST, C.J. 1995. Sustainability of *Beilschmiedia tawa*-dominated Forest in New Zealand: population predictions based on transition matrix model analysis. Australian Journal of Botany 43:51-71.
- WERNER, P.A. & CASWELL, H. 1977. Population growth rates and age versus stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). Ecology 58:1103-1111.

Capítulo 4

**Estrutura espacial da população de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do
Parque Estadual Mata dos Godoy-PR**

ABSTRACT - (Spatial structure of the *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) population in the Mata dos Godoy State Park). Three 5000 m² areas, one flooded and two non-flooded, were set to verify how the *C. xanthocarpa* population is distributed in the Mata dos Godoy State Park (23°27'S and 51°15'W), Londrina, PR, Brazil, a semi-deciduous forest. Each of the three areas was divided into fifty 10 x 10m plots. On a 5000 m² scale the population was very aggregated because of the greater density of individuals in AA. Within the sample areas (100 m² scale) the population was divided into seedlings, juvenile I, juvenile II and adult. There was a grouped spatial pattern, especially in AA, because of the strong aggregation of the smaller but more abundant individuals. Juvenile II and adults tended to have a random distribution. The spatial pattern varied in time mainly because of the very grouped entry of seedlings. In the case of the seedlings which already existed, the dispersion coefficient diminished with time due to the grouped recruitment for juvenile I. There was significant and positive density correlation for seedlings entering with adults and juvenile I with juvenile II. Juvenile I and juvenile II had significant negative correlation with the cover of the plots. The grouped spatial pattern was influenced basically by the smaller individuals, which are found in favorable localities with greater light.

RESUMO - (Estrutura espacial da população de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do Parque Estadual Mata dos Godoy-PR). Visando conhecer como a população de *C. xanthocarpa* está distribuída na floresta semidecídua do Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W), Londrina, PR, Brasil, demarcou-se três áreas de amostragem de 5000 m² cada, sendo uma em área alagável (AA) e duas não. As áreas foram divididas cada uma em 50 parcelas de 10 x 10 m. Numa escala de 5000 m² a população se mostrou muito agregada em função da maior densidade de indivíduos na AA. Dentro das áreas amostrais (escala de 100 m²) a população foi dividida em plântula, jovem I, jovem II e adulto. Principalmente na AA, o padrão espacial foi agrupado basicamente devido a forte agregação dos indivíduos menores e mais abundantes. Jovem II e adultos tenderam para uma distribuição aleatória. O padrão espacial variou no tempo principalmente devido ao ingresso muito agrupado de plântulas. No caso das plântulas que já existiam, com o tempo o coeficiente de dispersão diminuiu devido ao recrutamento agregado para jovem I. Houve correlações significativas e positivas de densidade de plântulas ingressantes com adultos e jovem I com jovem II. Jovem I e jovem II apresentaram correlações significativas e negativas com o índice de cobertura das parcelas. O padrão espacial agrupado foi basicamente influenciado pelos indivíduos menores, os quais ocorrem em sítios favoráveis com maior luminosidade.

Key words - Brazil, *Campomanesia xanthocarpa*, cover index, flooded area, semi-deciduous forest, spatial distribution

Introdução

A distribuição espacial de uma população de plantas é dependente de fatores bióticos como dispersão de sementes, probabilidade de sobrevivência (Janzen 1970), densidade de indivíduos reprodutivos e interações intra e interespecíficas (Augspurger 1983, Henriques & Sousa 1989, Oliveira et al. 1989) e fatores abióticos como luminosidade, temperatura, umidade do ar e do solo e concentração de nutrientes (De Steven 1988, Silva 1991).

As diferenças entre habitats podem ter importante influência sobre variações na distribuição espacial das espécies. Estas variações podem ocorrer de um hectare para o outro (Hubbel 1987), levando uma espécie a se apresentar agregada por ter alta densidade em determinados locais, como ocorre com *Dipteryx panamensis* e *Carapa guianensis* em áreas alagáveis da Reserva La Selva na Costa Rica (Clark 1994).

O padrão espacial de uma espécie pode variar dependendo da escala. Sobre grandes escalas os processos envolvidos quase sempre são diferentes dos processos ocorrendo sobre pequenas escalas (Sternler et al. 1986). Além disso, para uma espécie arbórea é comum ocorrer mudanças no padrão espacial para diferentes estádios ou classes de tamanho (Henriques & Sousa 1989, Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992) e no tempo (Martini 1996). Estas mudanças ocorrem em função de variações no padrão espacial do recrutamento e mortalidade que pode diferir entre estádios e de local para local (Hutchings 1986).

Considerando diferentes escalas, estádios e variações no tempo, análises da distribuição espacial podem sugerir quais são os fatores causais envolvidos nas distribuições espaciais observadas (Hubbel 1979, Hutchings 1986). As sugestões podem ser mais consistentes, se correlações de densidades entre indivíduos de diferentes categorias forem feitas. Correlações significativas (positivas ou negativas) entre dois conjuntos de indivíduos ocorrem, porque ambos têm os mesmos requisitos bióticos e abióticos gerais selecionando ou evitando o mesmo ambiente ou porque um dos conjuntos ou ambos têm algum tipo de afinidade pelo outro, podendo ser atração ou repulsão (Hubalek 1982 apud Ludwig & Reynolds 1988).

Entre os fatores abióticos determinantes do padrão espacial de diferentes estádios de espécies arbóreas, a luminosidade tem se destacado (Augspurger 1983). Talvez a maioria das espécies arbóreas tropicais e subtropicais necessitem de condições ambientais criadas por rupturas no dossel tanto para o estabelecimento das plântulas quanto para o crescimento até a maturidade, ou ambos (Hartshorn 1978, Augspurger 1983).

A floresta do Parque Estadual Mata dos Godoy, PR, apresenta variação ambiental da porção norte comparada com a porção sul, que apresenta áreas alagáveis com maior luminosidade (Bianchini 1998). É possível que esta variabilidade ambiental entre habitats provoque

heterogeneidade na distribuição espacial das espécies no Parque e dentro das áreas alagáveis comparadas com as não alagáveis. Visando estudar a estrutura espacial de uma espécie comum nas duas porções da floresta, foi utilizada *Campomanesia xanthocarpa* e procurou-se responder às seguintes questões: A população de *C. xanthocarpa* está distribuída homoganeamente no Parque? O padrão espacial é o mesmo nas áreas alagável e não alagável? O padrão espacial difere entre os estádios ou classes de tamanho? O padrão espacial se altera no tempo? O padrão espacial está relacionado ao grau de cobertura do dossel?

Material e métodos

O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W), Londrina, PR, Brasil, encontrando-se sob o trópico de Capricórnio. A floresta do Parque, em ótimas condições de preservação, apresenta uma área de 680 ha. O relevo apresenta-se como uma suave planície na porção norte, contando com algumas colinas paralelas com declive moderado na parte sul. A encosta destas colinas pode atingir o rio dos Apertados, que delimita a parte sul do Parque, formando elevados barrancos ou pode terminar em uma área aluvial com cerca de 10-30m de largura, as quais estão sujeitas a inundações. A formação florestal é classificada como floresta estacional semidecidual (Silveira 1993).

Campomanesia xanthocarpa O.Berg (Myrtaceae) é conhecida como gabirobeira ou gabiroba. Árvore de dossel de 10 a 20 m de altura e comumente com um diâmetro de 30 a 50 cm. É seletiva higrófito e mesófito até heliófito, abundante em solos úmidos, tais como depressões dos terrenos ou proximidade de rios (maiores informações sobre a espécie ver Reitz 1977).

A estrutura espacial de *C. xanthocarpa* foi estudada no Parque em três áreas amostrais de 5000 m² (0,5 ha) cada, sendo uma sujeita à inundação (altitude de aproximadamente 500 m) e duas não (altitude de aproximadamente 600m). A área alagável (AA) localiza-se às margens do ribeirão dos Apertados em terreno plano. As áreas não alagáveis (ANA), distando cerca de 2 km do ribeirão, foram chamadas de ANA1 e ANA2.

Foram demarcadas em cada área 50 parcelas de 100 m² (10 x 10 m). Em face das áreas alagáveis do Parque serem restritas e descontínuas, foram alocadas 3 grupos de 16, 18 e 16 parcelas contíguas. Na ANA2 o desenho das parcelas seguiu o mesmo adotado para a AA. Na ANA1 as parcelas foram alocadas contiguamente formando um retângulo de 50 m por 100 m. A uma escala de 100 m², as três áreas foram analisadas separadamente, possibilitando verificar se a forma de distribuição das parcelas influenciaria nos resultados.

Todos os indivíduos das três áreas foram contados e com isso foi possível ter uma idéia da distribuição espacial da espécie no Parque numa escala de 5000 m². Em cada uma das 150 parcelas correspondente às três áreas, todos os indivíduos de *C. xanthocarpa* foram mapeados a partir de

medidas de suas coordenadas, com trena. Este mapeamento possibilitou comparar a distribuição da espécie entre áreas amostrais numa escala de 100 m². Para observar variações temporais na estrutura espacial, foram feitas amostragens nas áreas nos meses de maio de 1995, 1996 e 1997.

Para análise do padrão espacial da população, os indivíduos foram separados em sem ramos (estádio de plântulas) e com ramos. Aqueles com ramos foram classificados, conforme o tamanho, em três grupos (1 ramo até 1,5 m de altura - jovem I; >1,5 m de altura a 20 cm de diâmetro - jovem II; >20 cm de diâmetro - estágio de adultos reprodutivos), conforme detalhado no Capítulo 2.

O padrão espacial dos indivíduos nas diferentes áreas, datas e categorias foram comparados utilizando-se o coeficiente de dispersão (CD), calculado pela razão entre a variância e a média do número de indivíduos por parcela (Krebs 1989). Valores de CD > 1 indicam uma distribuição agregada dos indivíduos, valores de CD < 1 indicam distribuição uniforme e CD = 1 significa distribuição aleatória. Foram calculados também os CD para os recrutamentos de plântula, jovem I e jovem II e para os mortos.

A fim de testar se os valores dos CD foram significativamente diferentes entre as áreas e para cada área entre as datas, utilizou-se um teste de t (Brower & Zar 1977), onde

$$t = \frac{CD1 - CD2}{\sqrt{2 / (n - 1)}}$$

Para avaliar possíveis relações entre a densidade de plântulas, jovem I, jovem II e adultos com a luz, foi medido o índice de cobertura de cada uma das 150 parcelas. Para cada parcela foi usada a média de 4 medidas, sendo cada uma delas voltada para um dos diferentes vértices da parcela. Foi feita uma avaliação para cada estação do ano e utilizou-se para correlação com as densidades dos indivíduos a média das estações. Os índices de cobertura foram obtidos utilizando-se um densiômetro de cobertura esférico (Lemmon 1956), com medidas feitas à altura do peito.

Resultados

Para todos os estádios ou classes de tamanho, a AA apresentou maior densidade de indivíduos que as ANA e em todas as áreas amostrais ocorreu grande variação no número de indivíduos entre as parcelas (Tabela 1). Em 97 devido ao ingresso de plântulas houve um sensível aumento do número de indivíduos na AA e na ANA1 (Tabela 1 e Figuras 1, 2 e 3), no entanto, na ANA2 pouco variou (Tabela 1 e Figuras 4 e 5). Em qualquer das datas de amostragem, a qualquer das escalas analisadas, o padrão espacial de *C. xanthocarpa* no Parque foi bastante agregado (Tabela 2).

Dentro de cada área, os indivíduos de *C. xanthocarpa* apresentaram-se com uma maior agregação na AA e menor na ANA2 e para as diferentes datas, só ocorreu diferença no grau de agregação em 97 com grande aumento na AA e ANA1 (Tabela 2). Este aumento em 97 para a AA e ANA1 foi devido ao ingresso de grande quantidade de plântulas que foi muito agrupado (Tabela 3 e Figuras 1, 2, 3).

Tabela 1. Densidade de indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa* dos diferentes estádios ou classes de tamanho em cada uma das três áreas amostrais (AA, ANA1, ANA2) do Parque Estadual Mata dos Godoy, PR.

	95			96			97		
	AA	ANA1	ANA2	AA	ANA1	ANA2	AA	ANA1	ANA2
Plântulas/parcela	0,92	0,92	0,32	0,52	0,58	0,14	8,14	4,76	0,20
Desvio padrão	1,60	2,32	0,65	0,93	1,58	0,54	21,65	18,14	0,83
Jovem I/parcela	7,52	2,66	2,12	7,88	2,78	2,24	6,80	2,84	2,30
Desvio padrão	6,80	2,73	1,84	6,81	2,68	2,01	5,75	2,72	1,94
Jovem II/parcela	1,64	0,28	0,42	1,58	0,28	0,44	1,60	0,34	0,42
Desvio padrão	1,65	0,45	0,70	1,59	0,45	0,71	1,62	0,56	0,70
Adultos/parcela	0,36	0,04	0,02	0,36	0,04	0,02	0,36	0,04	0,02
Desvio padrão	0,56	0,20	0,14	0,56	0,20	0,14	0,56	0,20	0,14
Total de ind./ha	1.044	390	288	1.034	368	284	1.690	798	294

Tabela 2. Coeficiente de dispersão de *Campomanesia xanthocarpa* para o Parque Estadual Mata dos Godoy (5000 m²) e para as diferentes áreas amostrais (100 m²) em maio de 1995, maio de 1996 e maio de 1997. Valores seguidos da mesma letra maiúscula nas linhas ou minúsculas nas colunas não diferem (teste de t, p<0,05)

	Escala	95	96	97
		Total	5000 m ²	147
AA	100 m ²	6,25 Ba	6,22 Ba	30,50 Ab
ANA1	100 m ²	3,95 Bb	3,53 Bb	42,52 Aa
ANA2	100 m ²	1,98 Ac	1,91 Ac	2,13 Ac

Em todas as áreas amostrais houve uma tendência de diminuir o grau de agregação para as categorias de tamanhos maiores (jovem II e adultos), aproximando-se a uma distribuição aleatória. Nas três áreas houve decréscimo no coeficiente de dispersão das plântulas com o tempo (Figura 6). Do ano de 95 para 96 na AA e de 96 para 97 na ANA2, as plântulas passaram de uma distribuição agregada para aleatória. Em todas as áreas a diminuição no grau de agregação das plântulas se deveu à ocorrência de padrões espaciais de recrutamento agregados para jovem I (Tabela 3). No

entanto, na AA e na ANA1 devido à mortalidade agregada, a categoria jovem I apresentou na realidade um decréscimo do coeficiente de dispersão com o tempo (Tabela 3 e Figura 6A e B).

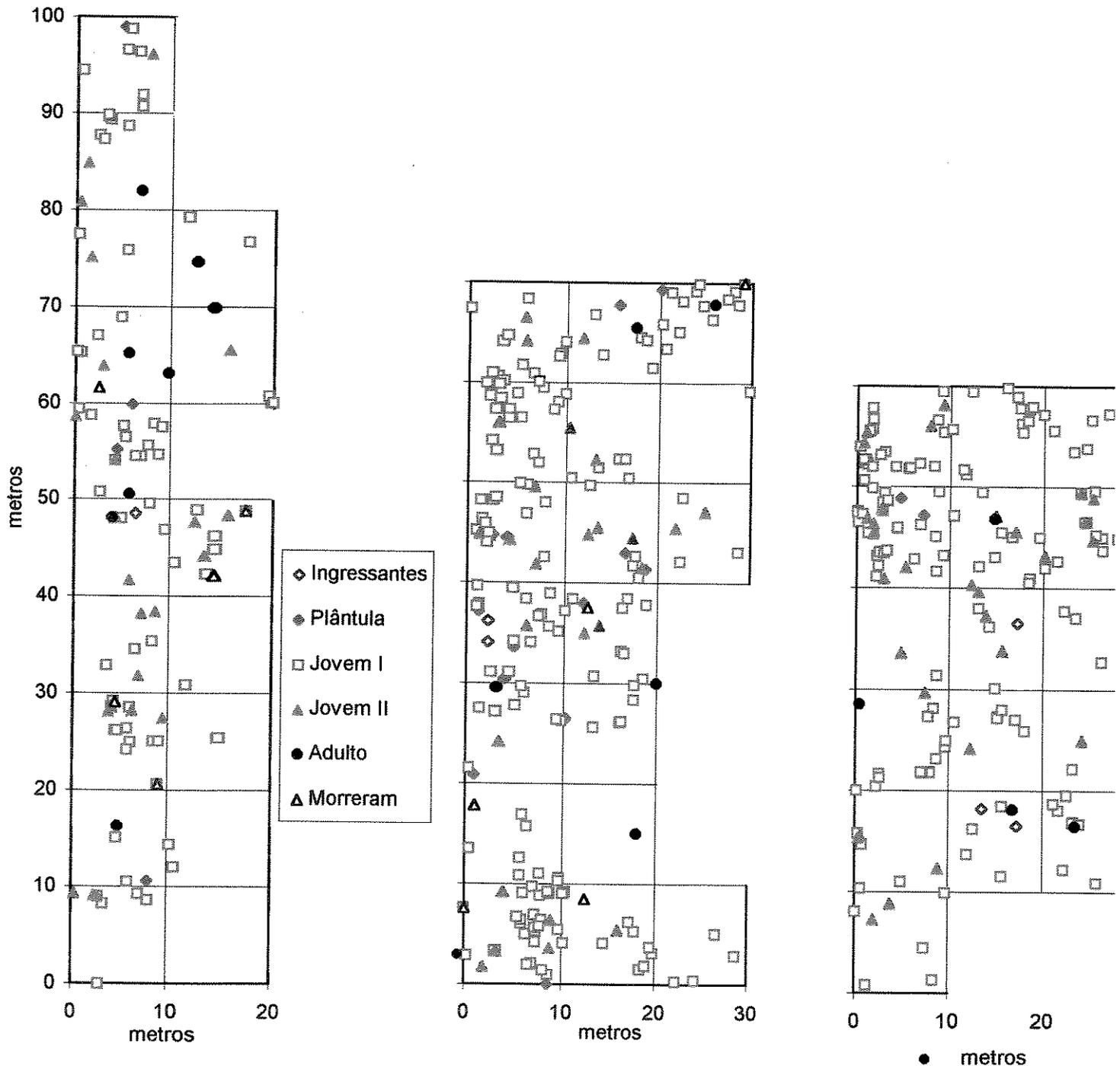


Figura 1. Distribuição espacial dos indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa* de diferentes estádios ou classes de tamanho na área alagável (AA) do Parque Estadual Mata dos Godoy no período de 1995 a 1996.

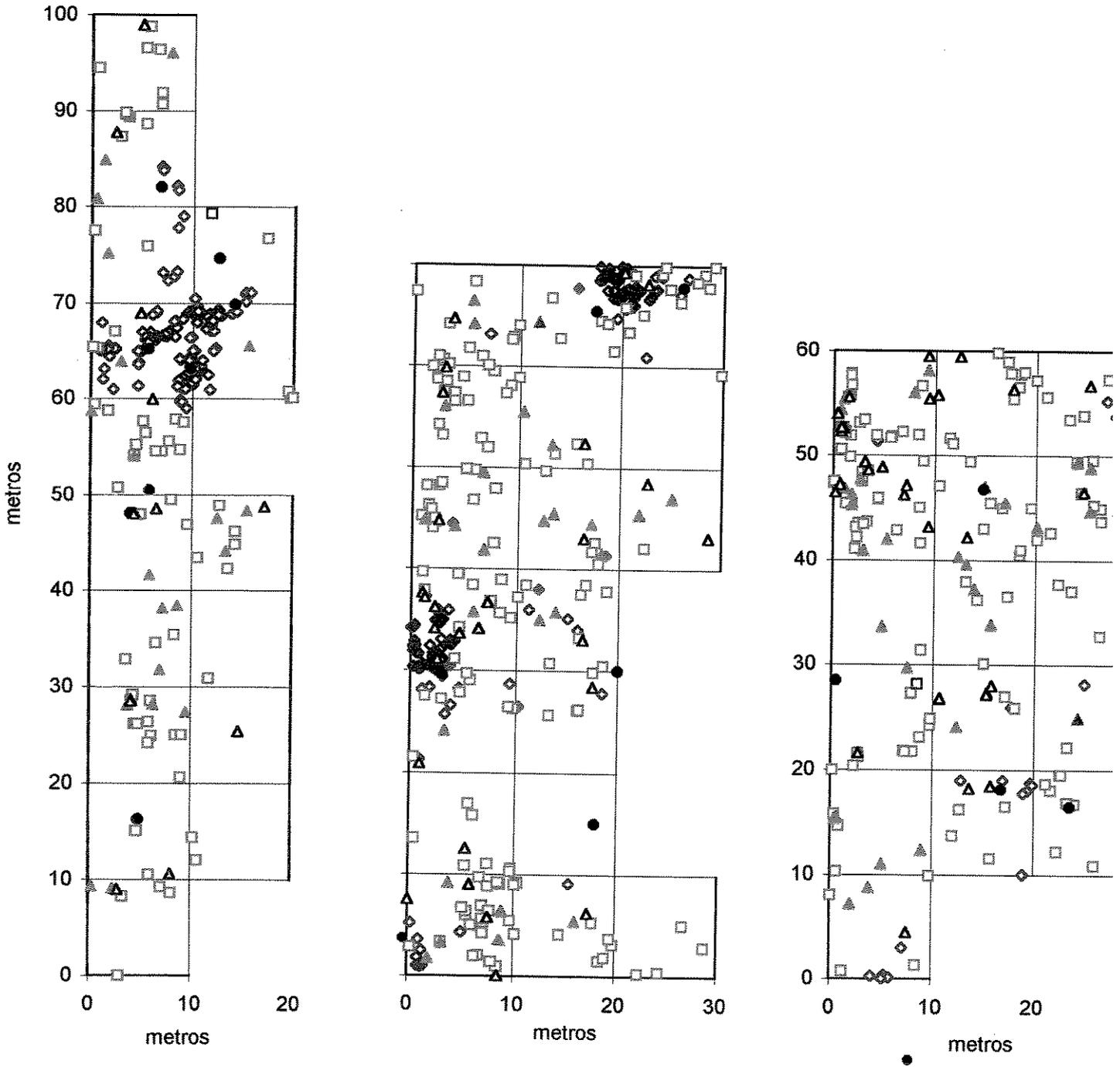


Figura 2. Distribuição espacial dos indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa* de diferentes estádios ou classes de tamanho na área alagável (AA) do Parque Estadual Mata dos Godoy no período de 1996 a 1997. Os significados dos símbolos estão na Figura 1.

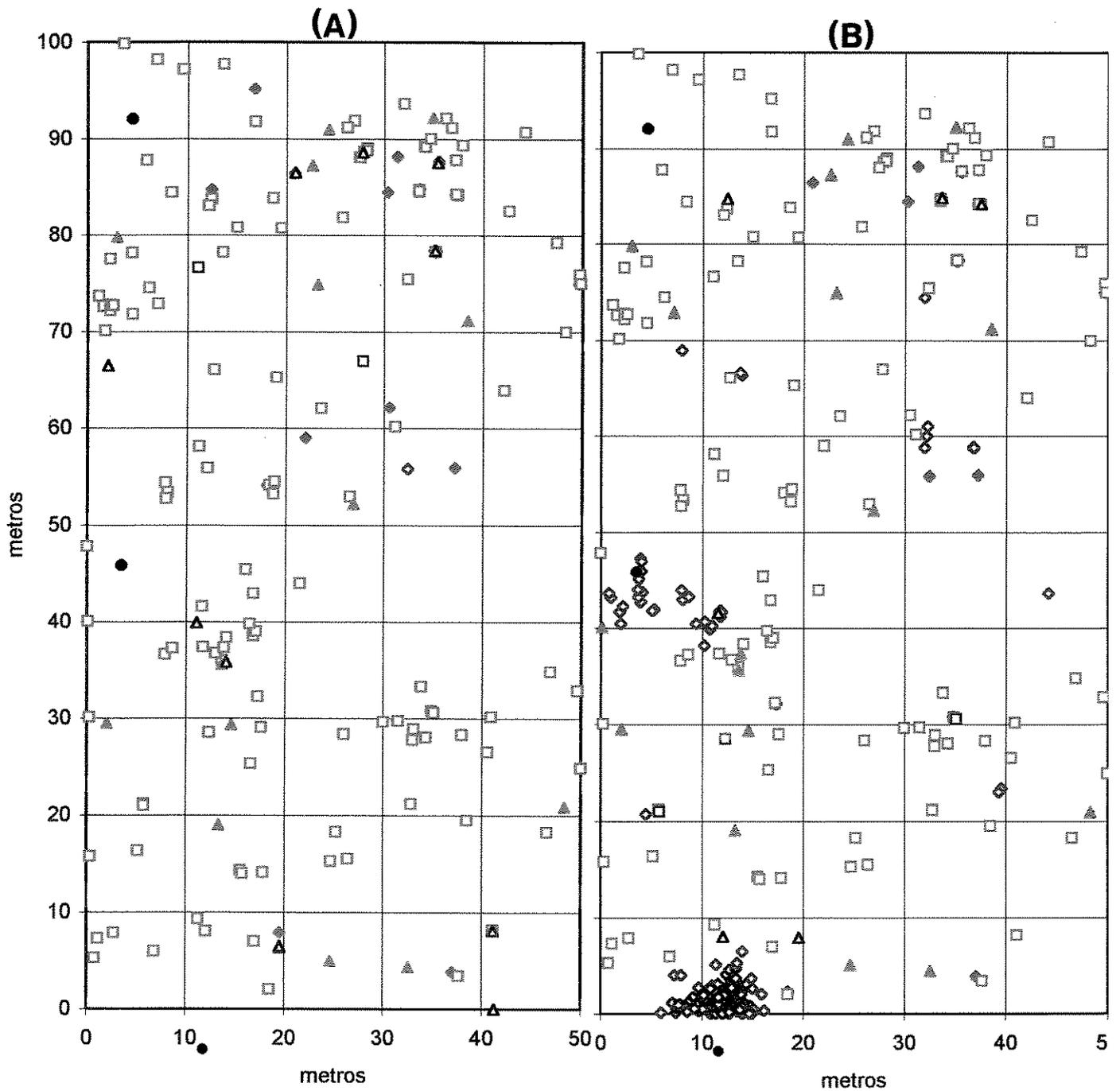


Figura 3. Distribuição espacial dos indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa* de diferentes estádios ou classes de tamanho na área não alagável 1 (ANA1) do Parque Estadual Mata dos Godoy, no período de 1995 a 1996 (A) e 1996 a 1997 (B). Os significados dos símbolos estão na Figura 1.

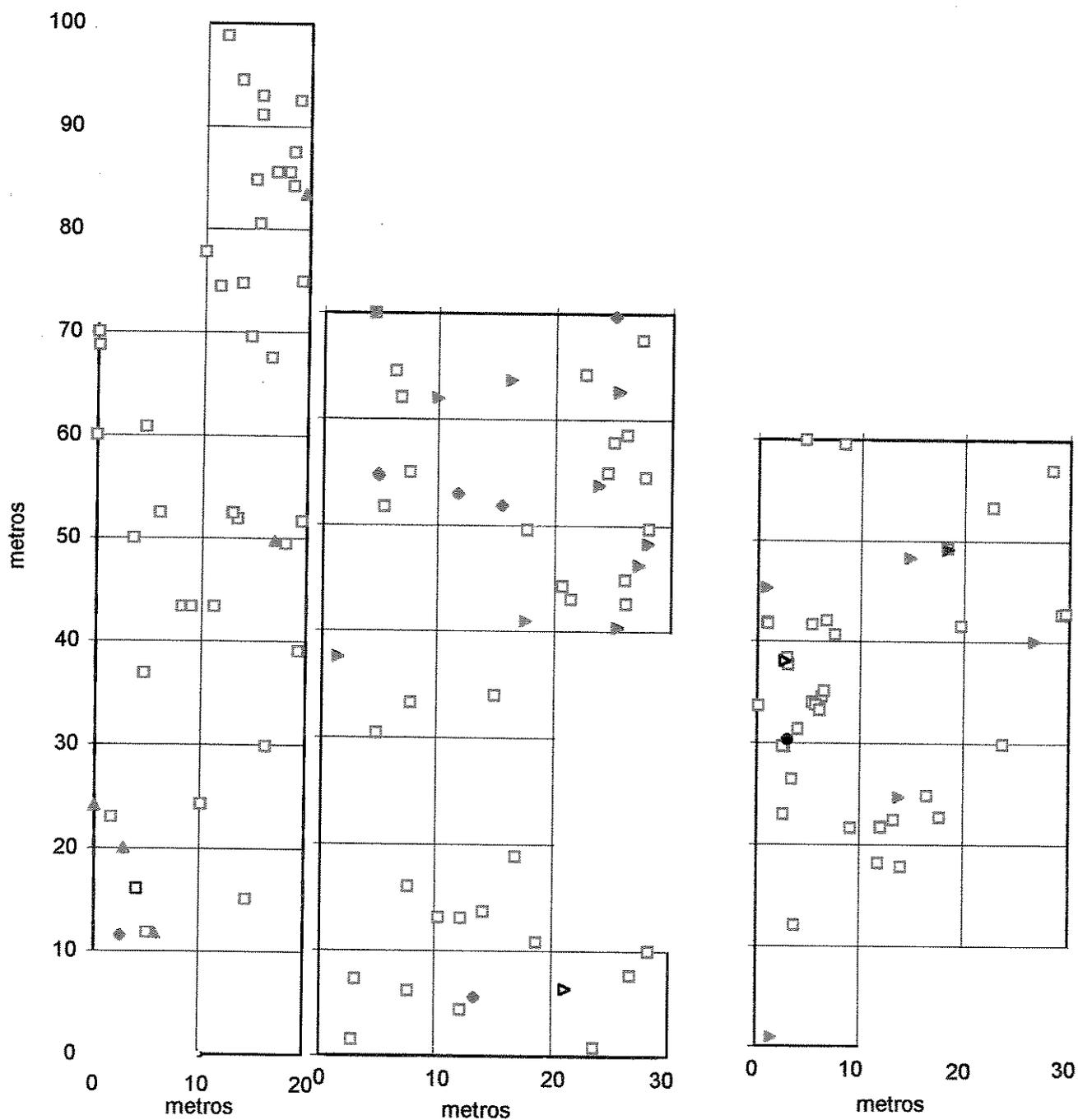


Figura 4. Distribuição espacial dos indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa* de diferentes estádios ou classes de tamanho na área não alagável 2 (ANA2) do Parque Estadual Mata dos Godoy no período de 1995 a 1996. Os significados dos símbolos estão na Figura 1.

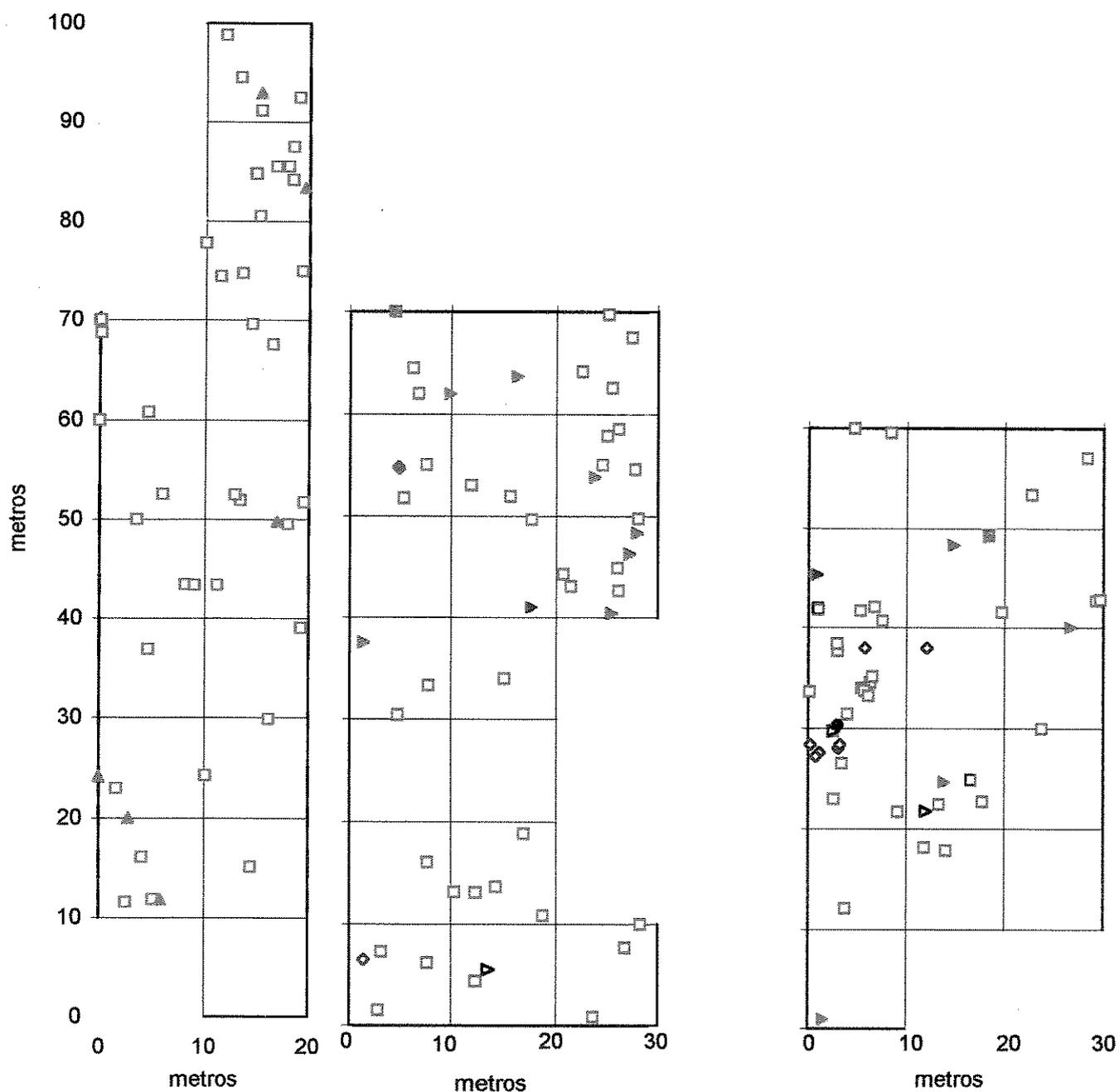


Figura 5. Distribuição espacial dos indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa* de diferentes estádios ou classes de tamanho na área não alagável 2 (ANA2) do Parque Estadual Mata dos Godoy no período de 1996 a 1997. Os significados dos símbolos estão na Figura 1.

Tabela 3. Coeficiente de dispersão para ingressos e mortes de indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa*, nas diferentes áreas amostrais do Parque Estadual Mata dos Godoy, nos períodos de 1995 a 1996 e 1996 a 1997.

		AA		ANA1		ANA2	
		95-96	96-97	95-96	96-97	95-96	96-97
Ingresso	Plântula	1.58	59.04	1.00	74.26	-	3.41
	Jovem I	2.81	0.98	1.73	1.62	1.22	1.45
	Jovem II	0.98	1.00	-	0.96	1.00	-
Mortes	Plântula	0.94	1.07	0.94	1.45	1.00	1.00
	Jovem I	2.13	2.76	1.88	0.98	1.00	0.98

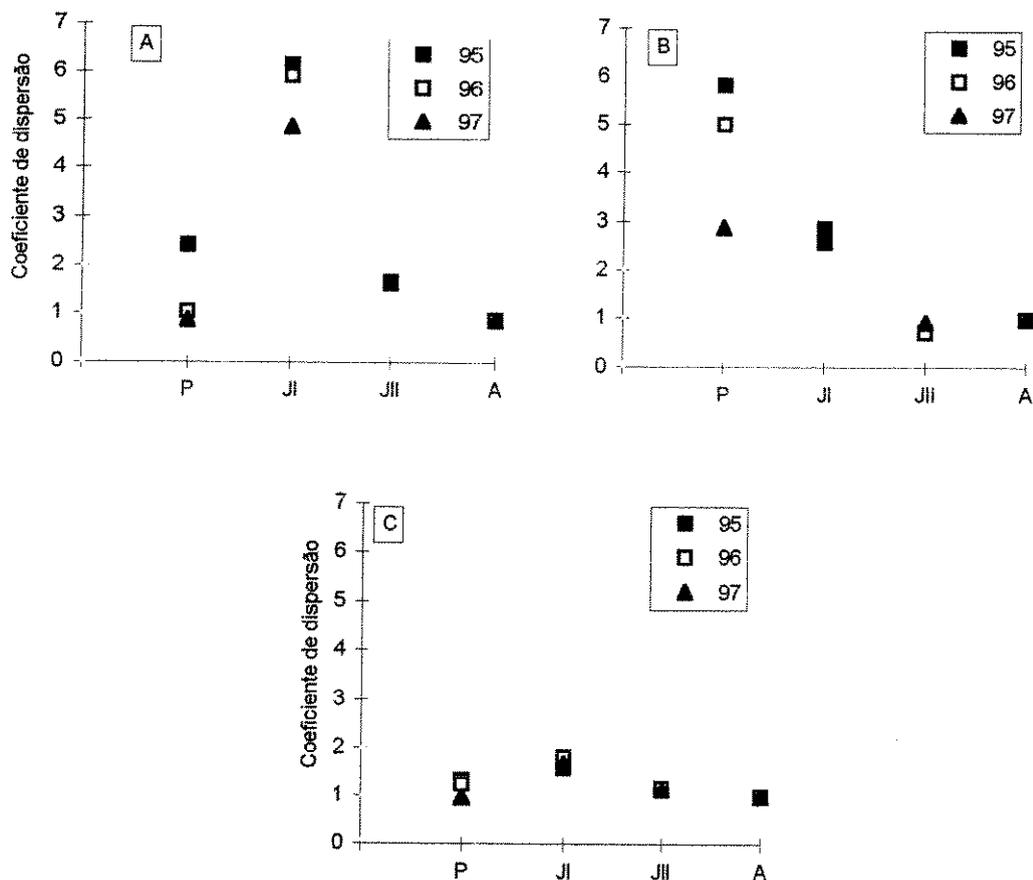


Figura 6. Coeficiente de dispersão dos diferentes estádios ou classes de tamanho de *Campomanesia xanthocarpa* em maio de 1995, maio de 1996 e maio de 1997 na AA (A), ANA1 (B) e ANA2 (C) do Parque Estadual Mata dos Godoy, PR. P = plântulas, JI = jovem I, JII = jovem II, A = adultos.

As correlações entre densidades de indivíduos de diferentes estádios ou classes de tamanho mostraram-se positivas e significativas entre plântulas e jovem I nos anos de 95 e 96, entretanto em 97, quando houve grande ingresso de recém germinados, a correlação positiva foi alta entre plântulas e adultos. Independentemente da data, houve uma forte correlação positiva entre jovem I

e jovem II e uma menos significativa entre jovem I e adultos. Não houve correlação entre plântula e jovem II e destes com adultos (Tabela 4).

Tabela 4. Coeficiente de correlação de Spearman (r) entre densidade de indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa* de diferentes categorias e destas com o índice de cobertura, em parcelas de 100 m² para as três áreas amostrais do Parque Estadual Mata dos Godoy conjuntamente, em maio de 1995, maio de 1996 e maio de 1997. *($p < 0,05$), **($p < 0,01$), ***($p < 0,001$)

Categoria	Data	Plântulas			
Jovem I	95	0,166*			
	96	0,219**			
	97	0,066	Jovem I		
Jovem II	95	-0,012	0,583***		
	96	0,095	0,586***		
	97	-0,021	0,561***	Jovem II	
Adultos	95	0,138	0,193*	0,082	
	96	0,032	0,236**	0,062	
	97	0,423***	0,244**	0,067	Adultos
Ind. cobertura	95	-0,101	-0,415***	-0,383***	-0,085
	96	-0,075	-0,417***	-0,399***	-0,085
	97	-0,067	-0,396***	-0,391***	-0,085

Com relação à luminosidade, em todas as datas de amostragem, foram observadas correlações negativas e significativas com o índice de cobertura somente para jovem I e jovem II (Tabela 4).

Discussão

Na AA, além de ocorrer o alagamento, o índice de cobertura é menor provavelmente como consequência da própria inundação (Bianchini 1998). Estas características da AA deve possibilitar a maior densidade de *C. xanthocarpa* nesta área, por estar interferindo no sentido de diminuir a diversidade de sítios favoráveis que possibilite o estabelecimento de maior número de espécies, favorecendo o estabelecimento desta espécie devido a uma menor competição interespecífica. Além disso o fato de *C. xanthocarpa* apresentar algumas estratégias de tolerância ao alagamento (Capítulo 8, 9) é importante, visto que a capacidade de viver sem algum recurso por um período, no caso o oxigênio do solo, pode conferir uma considerável vantagem no processo de competição (Crawford 1992). Resultados e sugestões semelhantes foram apresentados para *Carapa guianensis*

(McHargue & Hartshorn 1983) e *Dipteryx panamensis* (De Steven 1988) que são espécies abundantes em áreas alagáveis de La Selva na Costa Rica.

Observações de campo indicam menor diversidade da AA quando comparada com as ANA. Joly (1991) relata que a diversidade é bem menor em áreas sujeitas à inundações, pois são poucas as espécies que toleram este estresse. Talvez *C. xanthocarpa* seja abundante na AA por ter desenvolvido estratégias para tolerar o alagamento (Capítulo 8 e 9). De acordo com Denslow (1980) e Hartshorn (1980) as espécies arbóreas mais comuns em qualquer ambiente, são as mais adaptadas ao regime de perturbação prevalecente onde elas habitam.

Embora com diferentes coeficientes de dispersão, as três áreas amostrais apresentaram padrão espacial agregado a uma escala de 100 m². Tanto a diferença entre as áreas amostrais como o padrão agregado apresentado por elas, se deve à estrutura espacial daqueles indivíduos menores que tinham maiores densidades. Para as três áreas, nos anos de 95 e 96 os responsáveis pela agregação da população total foram os jovens I e em 97 foram as plântulas recém germinadas.

Em geral, o padrão espacial da população de *C. xanthocarpa* mostrou tendência a mudar de agrupado para aleatório ao longo do desenvolvimento dos indivíduos, desde plântulas até adultos. Pode-se inferir que este padrão seria esperado se as sementes estão em maior quantidade próxima aos adultos, mas a sobrevivência de jovem II é menor do que plântulas e jovem I próximos aos adultos, conforme relatado por Henriques & Sousa (1989) para *Carapa guianensis*. Para *C. xanthocarpa*, esta inferência é reforçada pelas correlações de densidades positivas entre plântulas e jovem I com adultos e a não correlação de jovem II com adultos.

Um intenso agrupamento de indivíduos pequenos pode aumentar a competição intraespecífica ou aumentar o risco de mortalidade localizada por ataque de herbívoros, patógenos e estresses físicos (Groenendael et al. 1996), propiciando um aumento no espaçamento entre indivíduos adultos. Na AA é possível que principalmente estresse físico (alagamento) provoque mortalidade localizada na população de *C. xanthocarpa*, entretando, o maior ou menor estresse provocado pelo alagamento nesta área é casual, ou seja, independente da densidade. Isto ocorreu com jovem I, onde a maior mortalidade foi nos locais que tinham mais indivíduos, que foram as parcelas que alagaram mais e por mais tempo (observação pessoal).

O padrão espacial observado para a espécie sugere baixa probabilidade de estabelecimento de um novo adulto em áreas com alta densidade de adultos. Segundo Augspurger (1983) mudanças no padrão espacial durante a transição de plântulas para adultos, têm importantes implicações para a aptidão dos parentais.

O decréscimo na agregação das plântulas devido ao recrutamento agrupado para jovem I e a forte correlação negativa de jovem I e jovem II com o índice de cobertura, sugerem a existência de sítios mais favoráveis ao recrutamento de *C. xanthocarpa* relacionados com a maior luminosidade. Esta sugestão está de acordo com estudos que têm observado que espécies de dossel

requerem aumento da luminosidade no subosque em algum estágio para chegar com sucesso até o dossel (Clark & Clark 1992, Condit et al. 1992, Leite & Salomão 1992, Ellison et al. 1993).

A alta correlação positiva de densidade entre jovem I e jovem II indica que os ambientes propícios ao estabelecimento das duas classes de tamanho seriam os mesmos, ou seja, os mais iluminados. Se os indivíduos maiores (jovem II) estão estabelecidos a mais tempo, é possível que a chance de chegada e de estabelecimento nestes ambientes esteja sendo mantida.

Finalmente, pode-se considerar que a distribuição espacial agregada de *C. xanthocarpa* nas áreas amostradas, basicamente influenciada por indivíduos menores que ocorrem agrupados em sítios mais iluminados, aparentemente não é desvantajosa para a população, pois os resultados apresentados no Capítulo 3 indicam que esta população se encontra estável no Parque Estadual Mata dos Godoy. Além disso, a maior exposição dos indivíduos em face da agregação, não possibilita grandes prejuízos para a população devido a herbivoria (Capítulo 7). O conhecimento da distribuição espacial dos diferentes estádios ou classes de tamanho e as suas relações com a luminosidade, são importantes informações que devidamente utilizadas podem ajudar em programas de conservação, recuperação e manejo de áreas onde esta espécie é importante, como acontece nas matas ciliares da Bacia do Rio Tibagi.

Referências bibliográficas

- ALVAREZ-BUYLLA, E.R. & MARTINEZ-RAMOS, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax - pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80:275-290.
- AUGSPURGER, C. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* 71:759-771.
- BIANCHINI, E. 1998. Ecologia de população de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Tese de doutorado, UNICAMP, Campinas, SP.
- BROWER, J.E. & ZAR, J.H. 1977. *Field and laboratory methods for general ecology*. Wm. C. Brown Publishers, Dubuque.
- CLARK, D.A. 1994. Plant Demography. In: *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rainforest* (I. McDade & A. Lucinda, ed.). The University of Chicago Press. Chicago. p. 90-105.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.

- CONDIT, R., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *The American Naturalist* 140:261-286.
- CRAWFORD, R.M.M. 1992. Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. *Adv. Ecol. Res.* 23:93-185.
- DENSLOW, J.S. 1980. Patterns of species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia* 46:18-21.
- DE STEVEN, D. 1988. Light gaps and long-term seedling performance of a Neotropical canopy tree (*Dipteryx panamensis*, Leguminosae). *Journal of Tropical Ecology* 4:407-411.
- ELLISON, A.M., DENSLOW, J.S., LOISELLE, B.A. & BRENÉS, D.M. 1993. Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology* 74:1733-1749.
- GROENENDAEL, J.M.V., BULLOCK, S.H. & PÉREZ-JIMÉNEZ, L.A. 1996. Aspects of the population biology of the gregarious tree *Cordia elaeagnoides* in Mexican tropical deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology* 12:11-24.
- HARTSHORN, G.S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. In *Tropical trees as living systems* (P.B. Tomlinson & M.H. Zimmerman ed.). Cambridge University Press, Cambridge, p.617-638.
- HARTSHORN, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12:23-30.
- HENRIQUES, R.P.B. & SOUSA, E.C.E.G. 1989. Population structure, dispersion and microhabitat regeneration of *Carapa quianensis* in northeastern Brazil. *Biotropica* 21:204-209.
- HUBBEL, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299-1309.
- HUBBEL, S.P. 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. *Revista de Biología Tropical* 35:7-22.
- HUTCHINGS, M.J. 1986. The structure of plant population. In *Plant Ecology* (M.J. Crawley, ed.). Blackwell Scientific Publishers, Oxford, p.97-136.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104:501-526.
- JOLY, C.A. 1991. Flooding tolerance in tropical trees. In *Plant life under oxygen stress* (M.B. Jackson, D.D. Davies & H. Lambers, eds.). SPB Academic Publishing, Hague, p.23-34.
- KREBS, C.J. 1989. *Ecological methodology*. Harper & Row Publishers, New York.
- LEITE, A.M.C. & SALOMÃO, A.N. 1992. Estrutura populacional de regenerantes de copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf.) em mata ciliar do Distrito Federal. *Acta Botânica Brasileira* 6:123-134.

- LEMMON, P.E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science*. 2:314-320.
- LUDWIG, J.A. & REYNOLDS, J.F. 1988. *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- MARTINI, A.M.Z. 1996. Estrutura e dinâmica populacional de três espécies arbóreas tropicais. Tese de Mestrado, UNICAMP, Campinas, SP.
- MCHARGUE, L.A. & HARTSHORN, G.S. 1983. Seed and seedling ecology of *Carapa guianensis*. *Turrialba* 33:399-404.
- OLIVEIRA, P.E.A.M., RIBEIRO, J.F. & GONZALES, M.I. 1989. Estrutura e distribuição espacial de uma população de *Kielmeyera coriacea* Mart. de cerrados de Brasília. *Revista Brasileira de Botânica* 12:39-47.
- REITZ, P.R. 1977. Flora ilustrada catarinense - Myrtaceas. Parte 1. Raolino Reitz (ed), Itajaí.
- SILVA, D.M. 1991. Estrutura de tamanho e padrão espacial de uma população de *Euterpe edulis* (Arecaceae) em mata mesófila semidecídua no município de Campinas, SP. Tese de mestrado, UNICAMP, Campinas, SP.
- SILVEIRA, M. 1993. Estrutura vegetacional em uma topossequência no Parque Estadual "Mata dos Godoy", Londrina, PR. Tese de mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- STERNER, R.W., RIBIC, C. A. & SCHATZ, G.E. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology* 74:621-633.

Capítulo 5

Crescimento de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do Parque Estadual Mata dos Godoy-PR

ABSTRACT - (*Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) growth in the Mata dos Godoy State Park -PR). *C. xanthocarpa* growth aspects were assessed in a flooded area (AA) and two unflooded areas in the semi-deciduous forest of the Mata dos Godoy State Park (23°27'S and 51°15'W) Londrina, PR, Brazil. Every six months from May 1995 the diameter and height were measured and the number of leaves and branches were counted. Individual growth varied during the year, and the increase in the number of branches and leaves was always greater from May to November. The growth rates for individual diameter and height did not differ among the areas. However, individuals from AA had a greater leaf and branch increment and loss during the year, which may be related to the higher light intensity in this area. There was greater height growth and less branch and leaf increment in the individuals from the plots with greater cover. The initial size was not strongly related to the growth rates and branch and leaf increments. The individuals which died had lower rates of height growth in the periods before their death. The results indicate that growth variations of the species are mainly related to light intensity differences among the sites.

RESUMO - (Crescimento de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do Parque Estadual Mata dos Godoy-PR). Neste estudo foram avaliados aspectos do crescimento de *C. xanthocarpa* em uma área alagável (AA) e duas não alagáveis da floresta semidecídua do Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W), Londrina, PR, Brasil. Semestralmente, a partir de maio de 1995, foram feitas medidas de diâmetro e altura e contagem dos números de ramos e folhas. Ocorreu variação no crescimento dos indivíduos durante o ano, sendo o incremento no número de ramos e folhas sempre maiores de maio a novembro. A taxa de crescimento em diâmetro e altura dos indivíduos não diferiu entre as áreas. No entanto, os indivíduos da AA apresentaram maior incremento e maior perda de folhas e ramos durante o ano, possivelmente relacionados com a maior luminosidade desta área. Houve maior crescimento em altura e menor incremento de ramos e folhas nos indivíduos das parcelas com maior índice de cobertura. O tamanho inicial teve fraca relação com as taxas de crescimento e incrementos de ramos e folhas. Os indivíduos que morreram apresentaram menores taxas de crescimento em altura nos períodos anteriores à sua morte. Os resultados indicaram que variações no crescimento da espécie estão relacionadas principalmente a diferenças de luminosidade entre os sítios.

Key words - Brazil, *Campomanesia xanthocarpa*, cover index, flooded area, growth, semi-deciduous forest

Introdução

Para o entendimento da ecologia das florestas são necessárias informações não só sobre as taxas com que as espécies arbóreas se estabelecem e morrem, mas também sobre as taxas de crescimento, de forma a possibilitar uma melhor compreensão da auto-regeneração das populações (Primack et al. 1985, Clark & Clark 1992). Denslow (1990) relata que em uma floresta o crescimento dos indivíduos de uma mesma espécie varia bastante afetando a regeneração, uma vez que o crescimento é um importante processo envolvido na competição inter e intraespecífica. Tem sido sugerido que entre indivíduos de mesmo tamanho, aqueles com maior crescimento têm menor probabilidade de morrer (Swaine et al. 1987a, b, De Steven 1988).

A heterogeneidade ambiental ao longo do ano ou em diferentes áreas, relacionada com luz, temperatura, umidade do ar e do solo afeta o crescimento das plantas. Dentro deste complexo mosaico ambiental, em determinados sítios, as espécies podem apresentar maior sucesso no seu estabelecimento através de mecanismos como variação na alocação de recursos para o crescimento (Denslow 1990). Vários trabalhos têm sugerido que variações no ambiente são as principais responsáveis por mudanças no crescimento de espécies arbóreas (Swaine et al. 1987a, Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992, Felfili 1995).

Espécies de dossel dependem de clareiras para regeneração (Denslow 1987, Clark & Clark 1992), sendo que mesmo pequenas aberturas no topo da floresta têm grande influência na sobrevivência e crescimento de plantas de tamanhos menores (Denslow & Hartshorn 1994). Desse modo, a competição entre plântulas e jovens em locais mais abertos vai influenciar qual espécie ocupará o espaço do dossel (Denslow 1990).

Além dos fatores abióticos, o tamanho dos indivíduos também pode influenciar no crescimento. Para caracterizar a performance de crescimento de uma dada espécie em florestas, é importante se fazer correlações entre a taxa de crescimento e o tamanho dos indivíduos (Clark & Clark 1992).

A floresta Parque Estadual Mata dos Godoy, PR apresenta variação ambiental da porção norte comparada com a porção sul, que apresenta áreas alagáveis com maior luminosidade (Bianchini 1998). É possível que esta variabilidade ambiental provoque diferenças na taxa e no padrão de crescimento de espécies que têm indivíduos ocorrendo tanto na área alagável como na não alagável. Com o objetivo de estudar o crescimento de *Campomanesia xanthocarpa*, uma espécie comum nas duas porções da floresta, foram examinadas variações nas taxas de crescimento em altura e diâmetro e incremento no número de ramos e folhas. Procurou-se responder às seguintes questões: O crescimento dos indivíduos varia ao longo do ano? O crescimento dos indivíduos difere entre as áreas alagável e não alagável do Parque? O crescimento dos indivíduos se

relaciona com o grau de cobertura do dossel? O crescimento dos indivíduos se relaciona ao tamanho inicial? O crescimento dos indivíduos está relacionado com as chances de sobrevivência?

Material e métodos

O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W), Londrina, PR, Brasil, encontrando-se sob o trópico de Capricórnio. A floresta do Parque em ótimas condições de preservação, apresenta uma área de 680 ha. O relevo apresenta-se como uma suave planície na porção norte, contando com algumas colinas paralelas com declive moderado na parte sul. A encosta destas colinas pode atingir o rio dos Apertados, que delimita a parte sul do Parque, formando elevados barrancos ou pode terminar em uma área aluvial com cerca de 10-30m de largura, as quais estão sujeitas a inundações. A formação florestal é classificada como floresta estacional semidecidual (Silveira 1993).

Campomanesia xanthocarpa O.Berg (Myrtaceae) é conhecida como gabirobeira ou gabiroba. Árvore de dossel de 10 a 20 m de altura e comumente com um diâmetro de 30 a 50 cm. É seletiva higrófita e mesófita até heliófita, abundante em solos úmidos, tais como depressões dos terrenos ou proximidade de rios (maiores informações sobre a espécie ver Reitz 1977).

O crescimento de *C. xanthocarpa* foi estudado em uma população do Parque em três áreas de amostragens de 5000 m² (0,5 ha) cada, sendo uma sujeita à inundação e duas não. A área alagável (AA) se localizava às margens do ribeirão dos Apertados em terreno plano, numa altitude de aproximadamente 500 m. As áreas não alagáveis (ANA), distando cerca de 2 km do ribeirão, numa altitude de aproximadamente 600 m, foram chamadas de área não alagável 1 (ANA1) e área não alagável 2 (ANA2). As análises das áreas foram feitas separadamente.

Visando facilitar a localização dos indivíduos, foram demarcadas em cada área amostral 50 parcelas de 100 m² (10 x 10 m). Dentro de cada parcela, em maio de 1995 todos os indivíduos foram marcados com plaquetas metálicas numeradas. Semestralmente durante o período de maio de 1995 a maio de 1997, com o auxílio de um paquímetro foram medidos o diâmetro, com uma fita métrica o comprimento e foram contados o número de ramos e de folhas de todos os indivíduos menores ou iguais a 1,5 m de comprimento. Em cada amostragem os indivíduos ingressantes eram marcados e os que morreram anotados.

Para obtenção da taxa de crescimento em diâmetro ou altura e o incremento no número de ramos ou de folhas de cada indivíduo, foram calculadas as diferenças entre os valores medidos a cada semestre, e esta diferença foi extrapolada para taxas anuais.

Foi medido o índice de cobertura de cada uma das 150 parcelas, com o intuito de saber se o crescimento varia em diferentes luminosidades. Para cada parcela foi usada a média de 4 medidas, sendo cada uma delas voltada para um dos diferentes vértices da parcela. Foi feita uma avaliação

para cada estação do ano e utilizou-se para o estudo de crescimento de maio a novembro a média do inverno-primavera e de novembro a maio a média do verão-outono. Os índices de cobertura foram obtidos utilizando-se um densiômetro de cobertura esférico (Lemmon 1956), com medidas feitas à altura do peito.

As 150 parcelas foram divididas quanto ao índice de cobertura em três classes ($\leq 80\%$, $>80-90\%$ e $>90\%$). As taxas anuais de crescimento de todos os descritores de tamanho para os indivíduos presentes nas diferentes classes de cobertura, foram comparadas por análise de variância (ANOVA) e teste de Tukey (a posteriori), com nível de significância de 5%.

Para ver se o tamanho inicial influenciava o crescimento, no período de novembro de 1995 a novembro de 1996, calcularam-se as taxas de crescimento e os incrementos de ramos e folhas, que foram correlacionados com o tamanho dos indivíduos em novembro de 1995.

A taxa de crescimento em diâmetro e altura e o incremento no número de ramos e de folhas dos indivíduos que sobreviveram, foram comparados com a dos indivíduos que morreram no período semestral anterior à morte.

Considerando toda a população, foram realizados testes de qui-quadrado entre o número de indivíduos que antes de morrer quebraram e que não quebraram. O testes de qui-quadrado foram estruturados da seguinte forma:

	Núm. indivíduos	Núm. mortos (obs.)	Núm. mortos (esp.)
Não quebrados	X	M _x	$(X/T_I) T_M$
Quebrados	Y	M _y	$(Y/T_I) T_M$
Total	T _I	$T_M = M_x + M_y$	

Resultados

As maiores taxas de crescimento em diâmetro ocorreram no período de novembro de 1995 a maio de 1996 e as menores de novembro de 1996 a maio de 1997, não diferindo entre as áreas amostrais (Figura 1). A taxa de crescimento em altura e o incremento no número de ramos e de folhas, para todas as áreas, foram maiores nos semestres de maio a novembro para os dois anos analisados (Figuras 2, 3 e 4), sendo a taxa de crescimento em altura diferente no período de novembro de 1996 a maio de 1997 para a AA, que apresentou taxa negativa (Figura 2).

Comparada com as ANA, a AA sempre apresentou maior ganho de ramos e de folhas no período de maio a novembro e maior perda de novembro a maio (Figura 3 e 4). Os resultados das ANA quanto aos incrementos de ramos e folhas foram muito semelhantes.

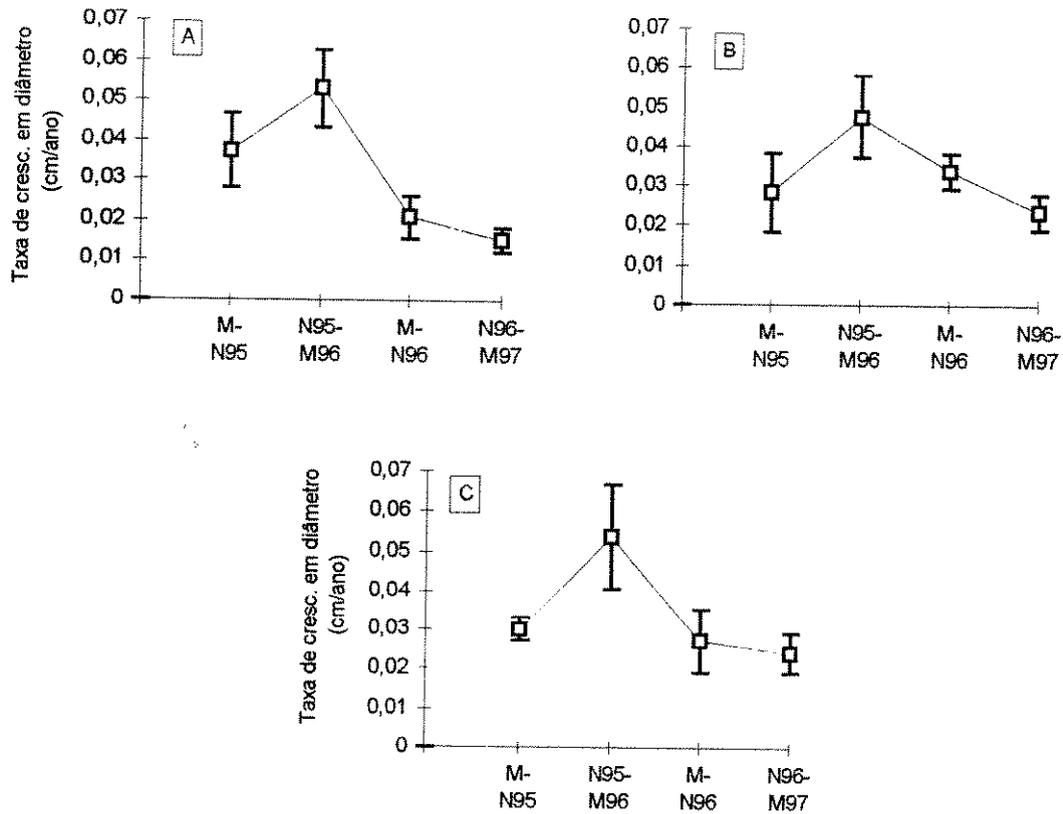


Figura 1. Taxa de crescimento em diâmetro de plantas de *Campomanesia xanthocarpa* do Parque Estadual Mata dos Godoy, PR, em diferentes períodos semestrais na área alagável (A), área não alagável 1 (B) e área não alagável 2 (C). As barras verticais indicam o erro padrão.

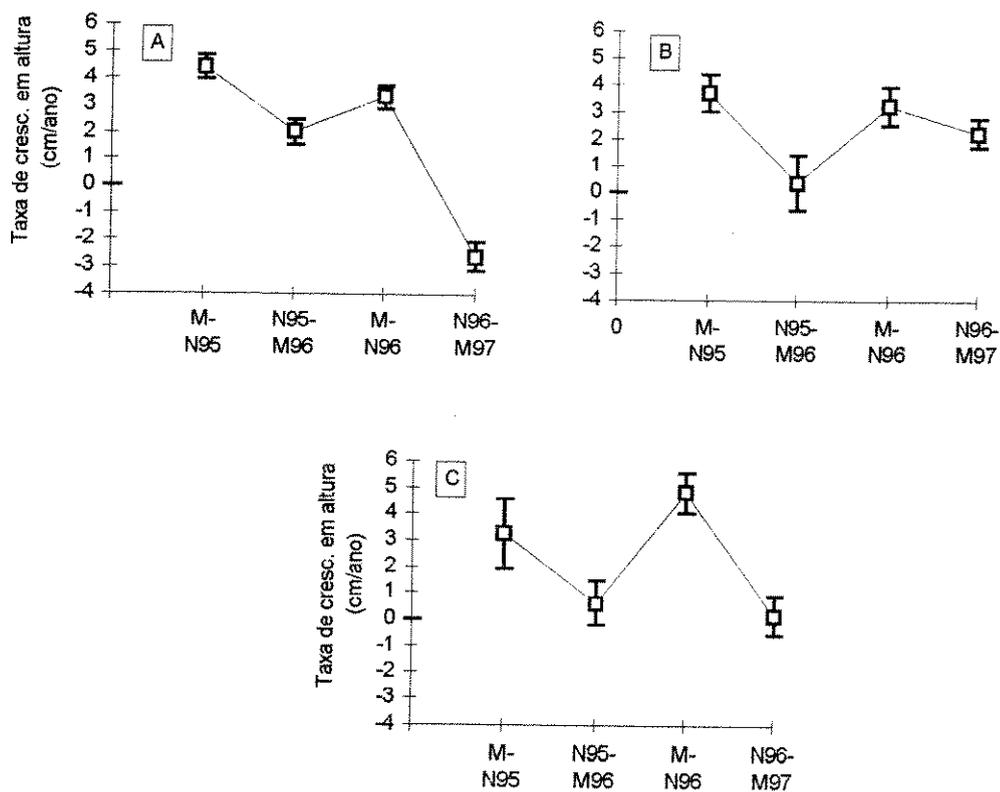


Figura 2. Taxa de crescimento em altura de plantas de *Campomanesia xanthocarpa* do Parque Estadual Mata dos Godoy, PR, em diferentes períodos semestrais na área alagável (A), área não alagável 1 (B) e área não alagável 2 (C). As barras verticais indicam o erro padrão.

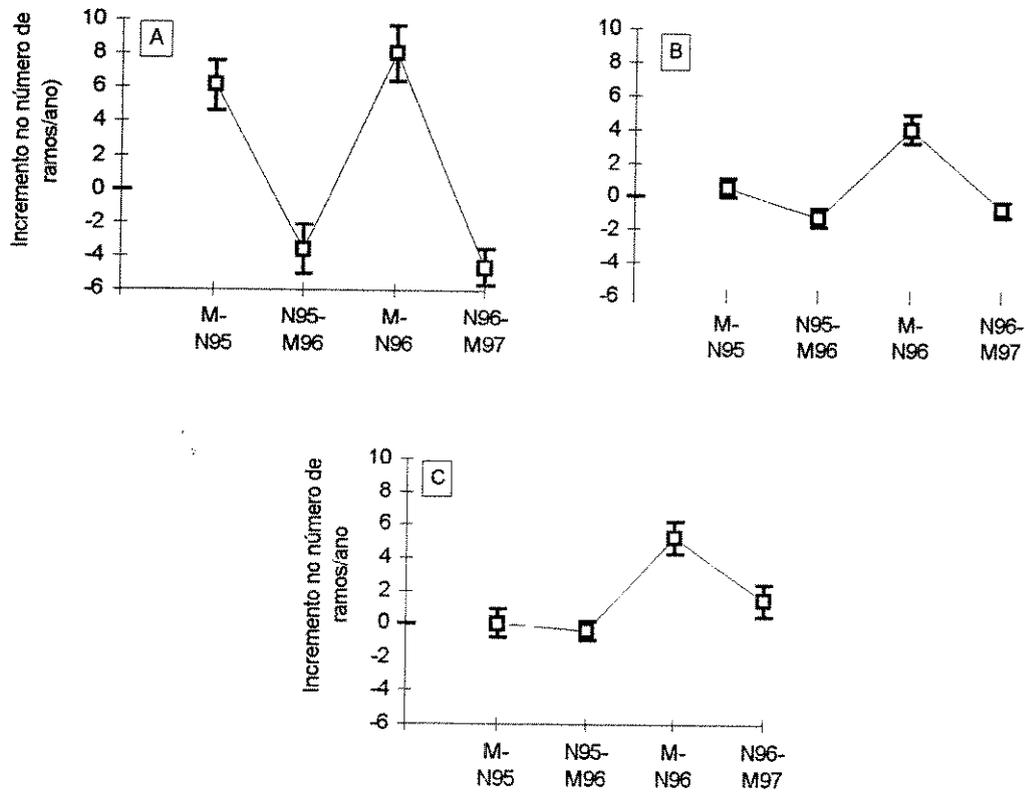


Figura 3. Incremento no número de ramos de plantas de *Campomanesia xanthocarpa* do Parque Estadual Mata dos Godoy, PR, em diferentes períodos semestrais na área alagável (A), área não alagável 1 (B) e área não alagável 2 (C). As barras verticais indicam o erro padrão.

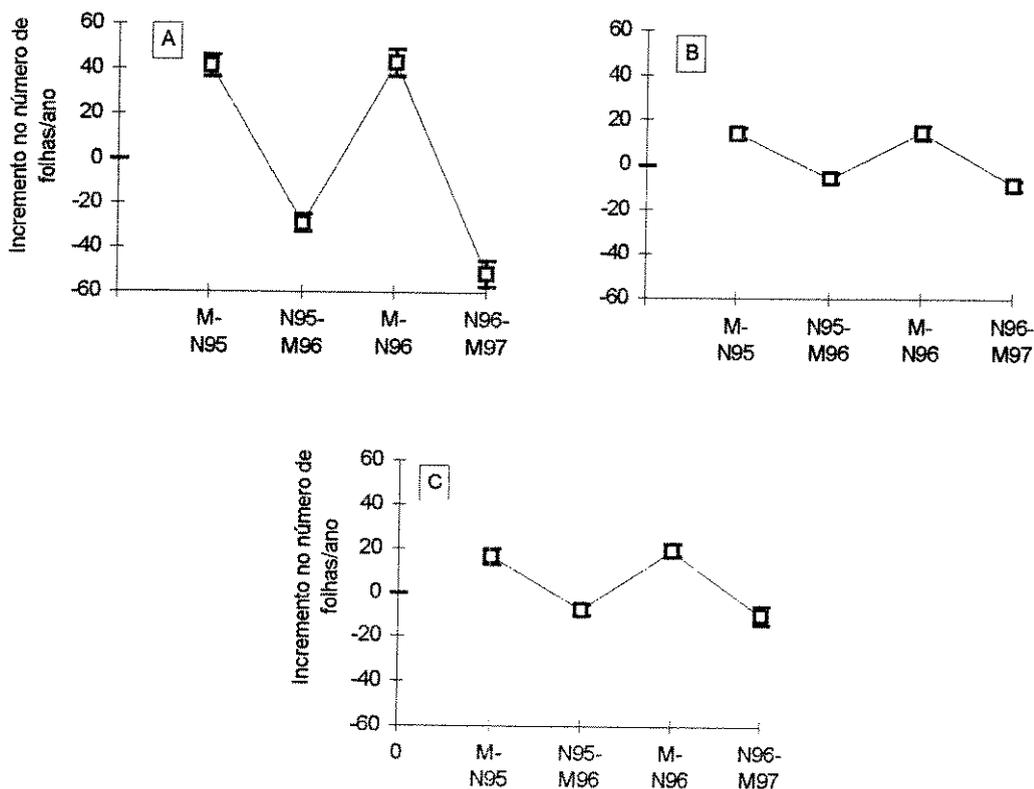


Figura 4. Incremento no número de folhas de plantas de *Campomanesia xanthocarpa* do Parque Estadual Mata dos Godoy, PR, em diferentes períodos semestrais na área alagável (A), área não alagável 1 (B) e área não alagável 2 (C). As barras verticais indicam o erro padrão.

Não foi observada nenhuma diferença na taxa de crescimento em diâmetro de indivíduos vivendo sob diferentes intensidades luminosas. Já a taxa de crescimento em altura, principalmente no período de maior crescimento (maio a novembro), foi maior sob o dossel mais fechado (Tabela 1). Para o número de ramos e folhas foi observado o contrário, o maior incremento, que ocorreu também de maio a novembro, foi para os indivíduos sob menor índice de cobertura (Tabela 1).

Tabela 1. Taxa de crescimento em diâmetro e altura e incremento no número de ramos e folhas para indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa* de parcelas pertencentes a diferentes classes de índice de cobertura (IC) do Parque Estadual Mata dos Godoy, nos vários períodos semestrais estudados. Médias seguidas da mesma letra nas linhas não diferem (teste de Tukey, $p < 0,05$).

	Períodos	Classes IC (%)		
		<80	≥80-90	≥90
Diâmetro(mm/ano)	mai-nov95	0.56 a	0.22 a	0.23 a
	nov-mai96	0.16 a	0.41 a	0.51 a
	mai-nov96	0.29 a	0.18 a	0.16 a
	nov-mai97	0.23 a	0.16 a	0.24 a
Altura (cm/ano)	mai-nov95	2.98 ab	2.48 b	4.06 a
	nov-mai96	-0.78 a	0.90 a	1.64 a
	mai-nov96	1.72 b	2.07 ab	3.77 a
	nov-mai97	0.40 a	1.42 a	1.59 a
Ramos/ano	mai-nov95	4.25 a	1.52 b	1.44 b
	nov-mai96	1.36 a	-1.32 a	-0.70 a
	mai-nov96	8.88 a	3.98 b	4.17 b
	nov-mai97	-4.08 a	-1.38 a	-0.48 a
Folhas/ano	mai-nov95	39.1 a	21.71 b	15.43 b
	nov-mai96	-19.11 a	-16.03 a	-7.67 a
	mai-nov96	34.12 a	19.56 b	15.83 b
	nov-mai97	-30.91 a	-19.02 ab	-11.89 b

Em todas as áreas, a taxa de crescimento em diâmetro e altura de *C. xanthocarpa* não se relacionou com o tamanho inicial, sendo observada uma ampla variação das taxas de crescimento dos indivíduos em relação ao diâmetro e altura inicial (Figura 5). Com exceção do incremento no número de ramos para a AA e do número de folhas para a ANA2, os demais resultados mostraram uma tendência, com fraca correlação, de maiores incrementos para os indivíduos com mais ramos e folhas (Figura 6).

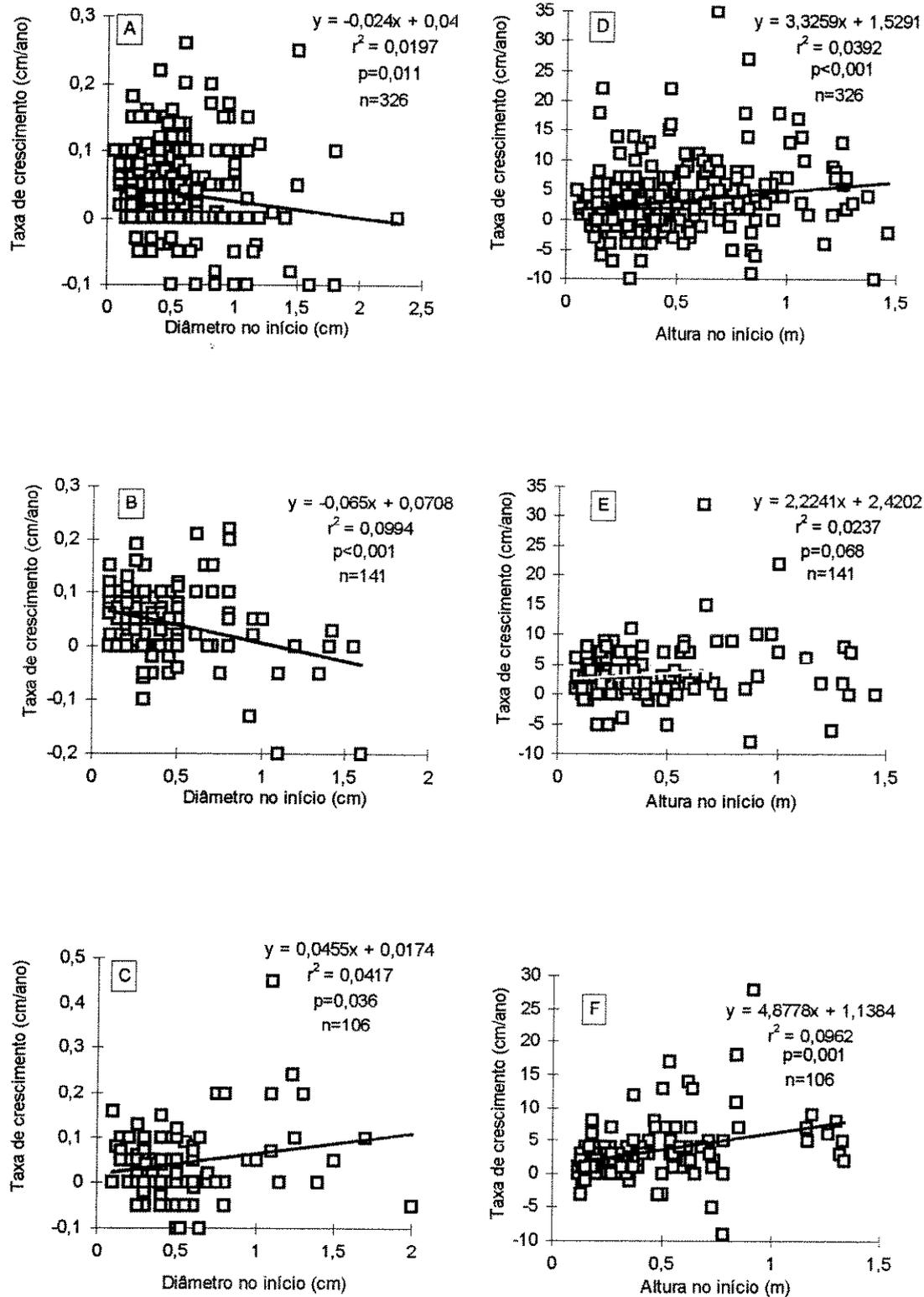


Figura 5. Relação entre o diâmetro e altura inicial com as respectivas taxas de crescimento, no período de novembro de 1995 a novembro de 1996, para plantas de *Campomanesia xanthocarpa* do Parque Estadual Mata dos Godoy, PR, na área alagável (A, D), área não alagável 1 (B, E) e área não alagável 2 (C, F).

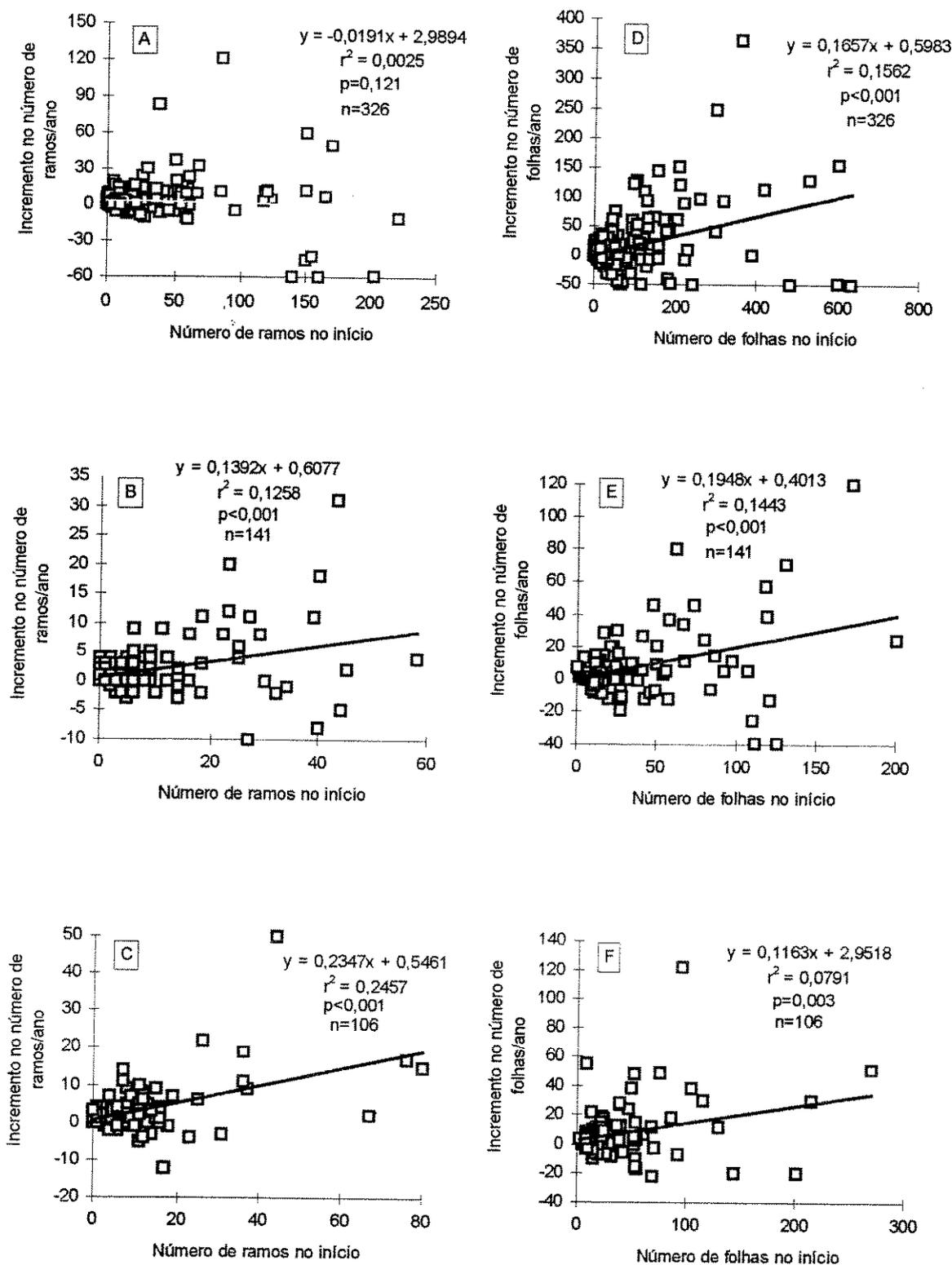


Figura 6. Relação entre número de ramos e folhas inicial com os respectivos incrementos, no período de novembro de 1995 a novembro de 1996, para plantas de *Campomanesia xanthocarpa* do Parque Estadual Mata dos Godoy, PR, na área alagável (A, D), área não alagável 1 (B, E) e área não alagável 2 (C, F).

Para as três áreas de amostragem houve uma tendência geral principalmente da taxa de crescimento em altura, mas também dos incrementos de ramos e de folhas ser menor para os indivíduos que posteriormente morreram comparados com os que sobreviveram (Tabela 2 e 3).

Independentemente da área, a proporção entre o número de indivíduos que morreu de plantas que quebraram e que não quebraram, não foi diferente (Tabela 4).

Tabela 2. Taxa de crescimento em diâmetro e altura de indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa* que sobreviveram (S) e que morreram (M) nas três áreas amostrais do Parque Estadual Mata dos Godoy, para os diferentes semestres estudados. *redução significativa nas taxas de crescimento dos M comparados com os S.

Áreas	Datas	S ± EP	M ± EP	
Diâmetro (mm/ano)				
AA	mai-nov95	0,46 ± 0,06	-0,07 ± 0,20	*
	nov-mai96	0,52 ± 0,07	0,18 ± 0,04	*
	mai-nov96	0,20 ± 0,04	0,31 ± 0,08	
ANA1	mai-nov95	0,22 ± 0,09	0,53 ± 0,02	
	nov-mai96	0,50 ± 0,10	0,00 ± 0,00	*
	mai-nov96	0,35 ± 0,20	0,35 ± 0,05	
ANA2	mai-nov95	0,30 ± 0,09	0,00 ± 0,00	*
	nov-mai96	0,59 ± 0,14	0,60 ± 0,00	
	mai-nov96	0,23 ± 0,07	0,80 ± 0,80	
Altura (cm/ano)				
AA	mai-nov95	4,75 ± 0,42	-0,22 ± 1,61	*
	nov-mai96	2,38 ± 0,38	-1,50 ± 2,03	*
	mai-nov96	3,69 ± 0,37	1,03 ± 1,01	*
ANA1	mai-nov95	4,31 ± 0,52	3,00 ± 0,65	*
	nov-mai96	2,47 ± 0,51	0,00 ± 0,00	*
	mai-nov96	4,07 ± 0,47	0,50 ± 0,50	*
ANA2	mai-nov95	4,89 ± 0,82	-12,00 ± 0,00	*
	nov-mai96	1,76 ± 0,60	-9,00 ± 0,00	*
	mai-nov96	4,98 ± 0,63	1,00 ± 0,50	*

Tabela 3. Incremento no número de ramos e de folhas de indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa* que sobreviveram (S) e que morreram (M) nas três áreas amostrais do Parque Estadual Mata dos Godoy, para os diferentes semestres estudados. *redução significativa nos incrementos dos M comparados com os S.

Áreas	Datas	S ± EP	M ± EP	
Ramos / ano				
AA	mai-nov95	6,58 ± 1,50	-1,56 ± 1,69	*
	nov-mai96	-3,60 ± 1,58	-0,50 ± 1,59	
	mai-nov96	8,64 ± 1,71	-1,93 ± 1,70	*
ANA1	mai-nov95	1,06 ± 0,51	-0,75 ± 0,64	*
	nov-mai96	-1,08 ± 0,50	-11,00 (n=2)	
	mai-nov96	4,44 ± 0,91	1,00 ± 1,10	*
ANA2	mai-nov95	0,47 ± 0,80	-4,00 ± 0,00	*
	nov-mai96	0,26 ± 0,51	2,00 ± 0,00	
	mai-nov96	5,58 ± 1,05	0,00 ± 2,00	*
Folhas / ano				
AA	mai-nov95	42,48 ± 4,99	-3,11 ± 1,95	*
	nov-mai96	-28,39 ± 4,01	-7,50 ± 2,99	
	mai-nov96	44,25 ± 6,21	4,52 ± 2,62	*
ANA1	mai-nov95	14,88 ± 2,37	2,50 ± 3,85	*
	nov-mai96	-4,10 ± 1,90	-6,00 (n=2)	
	mai-nov96	15,84 ± 3,44	3,50 ± 2,50	*
ANA2	mai-nov95	20,00 ± 3,67	-8,00 ± 0,00	*
	nov-mai96	-6,11 ± 2,55	-18,00 ± 0,00	*
	mai-nov96	19,62 ± 2,75	-1,00 ± 1,00	*

Tabela 4. Relação entre os indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa* que quebraram e os que não quebraram com a mortalidade, nas três áreas estudadas do Parque Estadual Mata dos Godoy (N = número de indivíduos; M = número de indivíduos mortos; M_{esp} = número esperado de mortos).

Área		N	M	M_{esp}	χ^2	p
AA	Não quebraram	501	73	74,86	0,025	>0,75
	Quebraram	21	5	3,14	0,589	>0,25
	Total	522	78			
ANA1	Não quebraram	184	17	16,98	0,014	>0,9
	Quebraram	11	1	1,02	0,226	>0,5
	Total	195	18			
ANA2	Não quebraram	133	3	4,62	0,271	>0,5
	Quebraram	11	2	0,38	3,30	>0,05
	Total	144	5			

Discussão

O padrão geral de variação de crescimento ao longo do ano para os diferentes descritores de tamanho analisados, foi muito semelhante entre as áreas amostradas. As variações mais significativas ocorreram para a taxa de crescimento em altura e para os incrementos de ramos e principalmente de folhas. Para estes parâmetros houve sempre um maior crescimento de maio a novembro, abrangendo o período em que *C. xanthocarpa* (espécie decíduifolia), está com alta taxa de brotamento, que se inicia em agosto (Capítulo 6).

Durante o ano ocorrem grandes variações de temperatura, luminosidade, umidade do ar e do solo, o que certamente está influenciando no crescimento desta espécie. Variações de crescimento durante o ano foram observados também por Augspurger (1984) para indivíduos pequenos de várias espécies de Barro Colorado Island, Panamá. Swaine et al. (1987a) relatam que variações climáticas são importantes fatores responsáveis por diferenças de crescimento.

Para a maioria dos semestres avaliados não se observaram diferenças nas taxas de crescimento em diâmetro e altura entre as áreas amostradas. As menores taxas observadas de novembro de 1996 a maio de 1997 na AA, podem ser devido ao alagamento ocorrido (ver Figura 3 da Introdução geral). Além do alagamento afetar o crescimento em diâmetro e altura desta espécie

(Capítulo 9), provavelmente estes resultados devem-se também a um artefato de medida, em função da deposição de sedimentos que ocorreu na área como consequência da inundação, que elevou o nível do solo (observação pessoal).

As maiores diferenças na perda, durante a seca, e no incremento, durante o período chuvoso, no número de ramos e folhas observadas nos indivíduos da AA comparada com os das ANA, podem estar relacionadas com a maior luminosidade na AA (Bianchini 1998) e suas consequências, como maior amplitude térmica e menor umidade do ar.

Com as maiores perdas no período desfavorável (seca) os indivíduos ficariam menos expostos à menor umidade do ar, o que pode protegê-los de um possível estresse hídrico. Além disso, a maior produção de ramos e folhas em locais mais abertos, pode ocorrer devido a uma menor competição nestas áreas, conforme sugerido por Primack et al. (1985). Whitmore & Brown (1996) observaram maior aumento no número de folhas em locais mais iluminados e sugeriram que com maior luminosidade a alocação de recursos é mais flexível.

Relacionado ainda com a luminosidade, *C. xanthocarpa* mostrou diferenciação na forma de crescimento em diferentes nichos, com maior crescimento em altura em locais mais fechados e maior incremento de ramos e folhas, ou seja maior investimento em área fotossinteticamente ativa nas parcelas mais abertas. Esta plasticidade fenotípica está de acordo com os resultados apresentados para esta mesma espécie comparando a arquitetura dos indivíduos da AA (mais aberta) com os das ANA através de relações alométricas (Capítulo 1).

O maior crescimento em altura em locais com índice de cobertura mais alto sugere uma competição pela luz, mostrando a importância desta forma de crescimento para os indivíduos jovens desta espécie de dossel. No entanto, estes resultados são diferentes da grande maioria dos estudos, os quais têm observado uma diminuição no crescimento em altura em microambientes menos iluminados (Clark & Clark 1987, Turner 1990, De Steven 1994, Whitmore & Brown 1996).

A espécie estudada apresentou fraca correlação entre crescimento e tamanho inicial dos indivíduos. Resultados semelhantes foram apresentados por De Steven (1994) e Martini (1996). Em *C. xanthocarpa* observou-se uma grande variação nas taxas de crescimento entre os indivíduos, o que pode estar relacionada às condições dos microsítios onde os indivíduos estão ocorrendo, ou ainda à variabilidade genética intrínseca da população.

A taxa média de crescimento foi baixa tanto para diâmetro como altura, o que está de acordo com resultados apresentados por espécies de dossel (Clark & Clark 1992, De Steven 1994). O crescimento lento de *C. xanthocarpa*, corrobora o baixo recrutamento de indivíduos maiores que 1,5 m de altura (Capítulo 3). Uma extrapolação da taxa média de crescimento em altura, mostrou que um indivíduo recém germinado de aproximadamente 0,1 m levará cerca de 50 anos para ultrapassar 1,5 m. Considerando a taxa máxima este tempo reduz para aproximadamente 6 anos.

Estes resultados indicam uma grande variação nas probabilidades de recrutamento entre os indivíduos e são semelhantes aos apresentados por Clark & Clark (1992) e De Steven (1994).

Os indivíduos de *C. xanthocarpa* que morreram, apresentaram uma menor taxa de crescimento em altura e menor incremento no número de ramos e folhas. Este menor crescimento seguido de morte parece não ser de indivíduos que quebraram e depois morreram, visto que foi observado que quebra não é uma importante causa provocando mortalidade nesta espécie. Os resultados indicam que os indivíduos que morreram já se apresentavam debilitados a algum tempo. Considerando que a maior parte dos indivíduos que morreu foi na AA durante ou logo após o alagamento (Capítulo 3), pode-se sugerir que este distúrbio afetou principalmente os indivíduos menos vigorosos.

Para a população de *C. xanthocarpa* do Parque, as variações da taxa de crescimento entre os indivíduos e ao longo do ano e as diferenças no padrão de crescimento entre as áreas amostradas, parecem estar relacionadas a sítios com diferentes graus de luminosidade. Na AA, onde o índice de cobertura é menor (Bianchini 1998), houve maiores ganhos e perdas de ramos e folhas e independentemente da área de amostragem, nas parcelas mais sombreadas observou-se maior taxa de crescimento em altura e menor incremento no número de ramos e folhas.

Referências bibliográficas

- ALVAREZ-BUYLLA, E. R. & MARTINEZ-RAMOS, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax - pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80:275-290.
- AUGSPURGER, C.K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72:777-795.
- BIANCHINI, E. 1998. Ecologia de população de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Tese de doutorado, UNICAMP, Campinas, SP.
- BROWER, J.E. & ZAR, J.H. 1977. Field and laboratory methods for general ecology. Wm. C. Brown Publishers, Dubuque.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Revista de Biología Tropical* 35(suplemento 1):41-54.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431-451.

- DENSLOW, J.S. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology* 71:165-179.
- DENSLOW, J.L. & HARTSHORN, G.S. 1994. Tree-fall gap environments and forest dynamic processes. In: *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rainforest* (I. McDade & A. Lucinda eds.). The University of Chicago Press. Chicago. p.120-127.
- DE STEVEN, D. 1988. Light gaps and long-term seedling performance of a Neotropical canopy tree (*Dipteryx panamensis*, Leguminosae). *Journal of Tropical Ecology* 4:407-411.
- DE STEVEN, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. *Journal of Tropical Ecology*. 10:369-383.
- FELFILI, J.M. 1995. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in central Brazil over a six-year period (1985-1991). *Journal of Tropical Ecology* 11:67-83.
- LEMMON, P.E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science* 2:314-320.
- MARTINI, A.M.Z. 1996. Estrutura e dinâmica populacional de três espécies arbóreas tropicais. Tese de Mestrado, UNICAMP, Campinas.
- PRIMACK, R.B., ASHTON, P.S., LEE, P.C. & CHAI, P. 1985. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, east Malaysia. *Ecology* 66:577-588.
- REITZ, P.R. 1977. Flora ilustrada catarinense - Myrtaceas. Parte 1. Raolino Reitz (ed), Itajaí.
- ROHLF, F.J. & SOKAL, R.R. 1981. *Statistical tables*. Feeman. San Francisco.
- SILVEIRA, M. 1993. Estrutura vegetacional em uma topossequência no Parque Estadual "Mata dos Godoy". Londrina, PR. Tese de mestrado. Universidade Federal do Paraná. Curitiba.
- SWAINE, M.D., HALL, J.B. & ALEXANDER, I.J. 1987a. Tree population dynamics at Kate, Ghana (1968-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3:331-345.
- SWAINE, M.D., LIEBERMAN, D. & PUTZ, F.E. 1987b. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3:359-366.
- TURNER, I.M. 1990. Tree seedling growth and survival in a Malaysian rain forest. *Biotropica* 22:146-154.
- WHITMORE, T.C. & BROWN, N.D. 1996. Dipterocarp seedling growth in rain forest canopy gaps during six and a half years. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 351:1195-1203.

Capítulo 6

**Aspectos fenológicos de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do Parque Estadual
Mata dos Godoy-PR**

ABSTRACT - (*Camponanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) phenological aspects in the Mata do Godoy State Park-PR). The phenological aspects of thirty *C. xanthocarpa* individuals were studied from August 1995 to December 1997 in the semi-deciduous forest of the Mata dos Godoy State Park (23°27'S and 51°15'W), Londrina, PR, Brazil. The phenophases were identified visually by leaf fall, budding, flowering and fructification. Leaf fall was followed by budding and both were seasonal. During the greater part of the year the individuals in the population had only mature leaves, which fell at the end of the dry season. Budding took place before the start of the wet season. The reproductive phase was highly synchronized; flowering began in August and September and the fruits were dispersed at the beginning of December for the majority of the individuals. Fructification only was observed in one years studied, indicating that this species has a supranual reproduction pattern in the Park. The results showed that the phenophases were fairly synchronic, and that leaf fall and budding may be influenced by abiotic factors, as reproduction seems to be more related to endogenous and/or abiotic factors.

RESUMO - (Aspectos fenológicos de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do Parque Estadual Mata dos Godoy-PR). Visando conhecer aspectos da fenologia de *C. xanthocarpa* na floresta semidecídua do Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W), Londrina, PR, Brasil, foram acompanhados 30 indivíduos de agosto de 1995 a dezembro de 1997. As fenofases foram identificadas pela visualização da queda de folhas, brotamento, floração e frutificação. A queda das folhas foi seguida pelo brotamento e ambos foram bastante sazonais. Durante a maior parte do ano os indivíduos da população permaneceram somente com folhas maduras, que caíram no final da estação seca. O brotamento ocorreu antes mesmo do início da estação chuvosa. A fase reprodutiva apresentou alta sincronia, com a floração iniciando em agosto e setembro e os frutos sendo dispersados no início de dezembro para a maioria dos indivíduos. Só foi observada frutificação em um dos anos estudados, indicando que esta espécie apresenta padrão supranual de reprodução no Parque. Os resultados mostraram que as fenofases foram bastante sincrônicas, e que a queda de folhas e o brotamento podem estar sofrendo influências de fatores abióticos. Já a reprodução parece mais relacionada a fatores endógenos e/ou bióticos.

Key words - Brazil, *Campomanesia xanthocarpa*, phenology, semi-deciduous forest

Introdução

A fenologia é o estudo das diferentes fases de desenvolvimento dos indivíduos a partir da observação sistemática da ocorrência de eventos biológicos repetitivos, como queda de folhas, brotamento, floração e frutificação (Frankie et al. 1974). Tais estudos contribuem para o entendimento dos processos de estabelecimento das espécies, da regeneração e principalmente da reprodução das plantas, possibilitando maior conhecimento da organização das comunidades e dinâmica das populações (Kageyama 1987, Morellato & Leitão Filho 1990). No entanto, os estudos fenológicos são escassos e fragmentários na maioria dos países tropicais, inclusive no Brasil (Morellato et al. 1989).

O padrão dos eventos biológicos das espécies arbóreas tropicais (fenofases) pode ser contínuo ou descontínuo (episódico) (Frankie et al. 1974). Borchert (1983) cita que eventos episódicos e sincrônicos são mais comuns. Para Rathcke & Lacey (1985), a sincronia dentro das populações pode possuir uma base genética. Estes autores consideraram que o aumento da sincronia pode ser vantajoso ou não, podendo no caso da floração aumentar a atratividade pela florada ou saciar polinizadores e predadores. Ao nível de população alguns trabalhos desenvolvidos em florestas do sudeste do Brasil, têm observado marcada sincronia intraespecífica entre as fenofases (Morellato & Leitão Filho 1990, Morellato et al. 1990, Pedroni 1993, Morellato e Leitão Filho 1996).

É importante discutir os eventos do ciclo de vida a diferentes níveis, pois os parâmetros de um nível contribuem para parâmetros em outro nível. Por exemplo, o grau de sincronia entre os indivíduos pode determinar a duração da fenofase ao nível de população (Rathcke & Lacey 1985). Estudando *Banksia spinulosa*, Carthew (1993) observou que ao nível populacional muitos atributos fenológicos foram similares aos encontrados para outras populações, mas ao nível individual o grau de variabilidade tornou-se evidente.

Quanto à duração da floração, Newstrom et al. (1994) dividiu as populações de plantas em breve (<1 mês), intermediária (1-5 meses) e extensa (>5 meses) e quanto à reprodução no tempo, em contínua, subanual, anual e supranual. Janzen (1978) cita que variação na produção de frutos entre anos, pode ocorrer devido à heterogeneidade espacial e sazonal da disponibilidade total de recursos e acredita que em florestas tropicais são muitas as espécies arbóreas que não frutificam anualmente.

A floresta do Parque Estadual Mata dos Godoy, PR é um dos maiores e mais importantes remanescentes da região norte da Bacia do Rio Tibagi (norte do Paraná). No entanto, não existe nenhum trabalho abordando a fenologia de populações de plantas desta formação. Considerando a importância da população de *C. xanthocarpa* nas diferentes partes da floresta do Parque (Silveira 1993), procurou-se estudar aspectos fenológicos desta espécie levantando-se as seguintes questões:

Existem variações nas fenofases ao nível populacional e individual? A espécie floresce e frutifica anualmente?

Material e métodos

O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W), Londrina, PR, Brasil, encontrando-se sob o trópico de Capricórnio. A floresta do Parque apresenta uma área de 680 ha. O relevo apresenta-se como uma suave planície na porção norte, contando com algumas colinas paralelas com declive moderado na parte sul. A encosta destas colinas pode atingir o rio dos Apertados, que delimita a parte sul do Parque, formando elevados barrancos ou pode terminar em uma área aluvial com cerca de 10-30m de largura. A formação florestal é classificada como floresta estacional semidecidual (Silveira 1993).

O clima da região é do tipo Cfa - clima subtropical úmido (Köppen 1948). A temperatura média anual é de 21°C. O mês de junho é o mais frio do ano (média de 16,4°C) e o mais quente é o mês de janeiro (média de 24,1°C). A média pluviométrica anual é de 1631,7 mm, sendo dezembro o mês mais chuvoso (233,4 mm) e agosto o menos (51,7 mm) (Figura 1). Estes dados meteorológicos foram obtidos junto ao Setor de Agrometeorologia do Instituto Agronômico do Paraná - Londrina, PR, englobando o período de janeiro de 1976 a outubro de 1997. No período de estudo, os meses mais frios foram junho para 1995 e 1997 e julho para 1996, e as maiores pluviosidades foram em janeiro para 1995, dezembro para 1996 e inesperadamente em junho para 1997 (Figura 2).

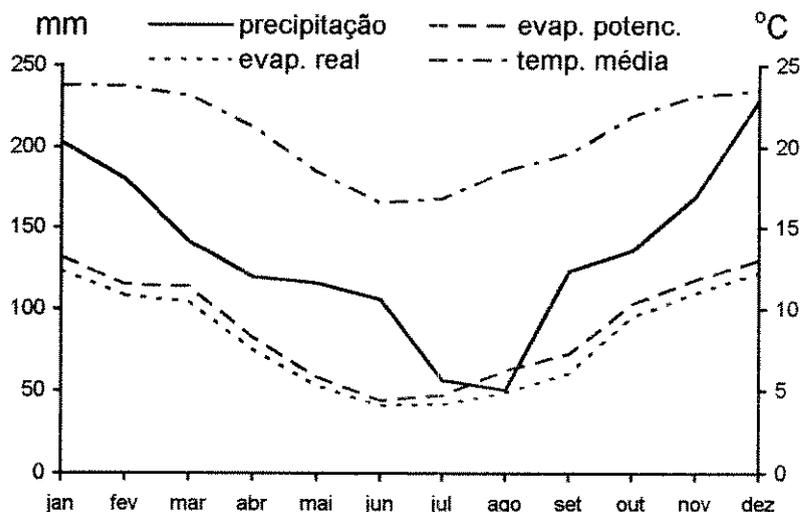


Figura 1. Diagrama climático para a região de Londrina, PR, no período de janeiro de 1976 a outubro de 1997.

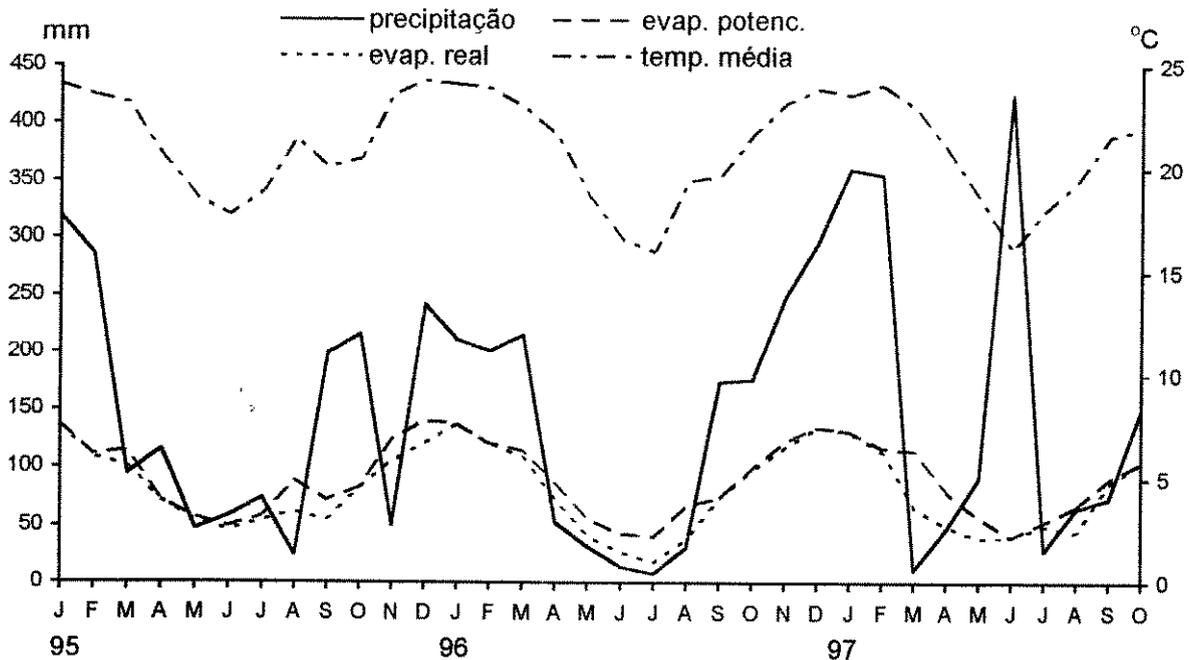


Figura 2. Diagrama climático para a região de Londrina, PR, durante os anos de estudo.

A espécie estudada *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae), é conhecida como gabirobeira ou gabiroba. Árvore de dossel de 10 a 20 m de altura e comumente com um diâmetro de 30 a 50 cm. É seletiva higrófito e mesófito até heliófito, abundante em solo úmido, tais como depressões dos terrenos ou proximidade de rios (maiores informações sobre a espécie ver Reitz 1977).

As observações do comportamento fenológico foram feitas quizenalmente em 30 indivíduos marcados e numerados, com início em agosto de 1995 e término em dezembro de 1997. Entre os 30 indivíduos estudados, 22 se encontravam próximos do ribeirão dos Apertados numa área sujeita a alagamentos (AA), com altitude de aproximadamente 500 m, e os demais estavam na porção norte do Parque, com altitude de aproximadamente 600 m, numa área não alagável (ANA). Os resultados obtidos para os indivíduos da AA e ANA foram iguais, por isso serão apresentados e discutidos conjuntamente.

As fenofases foram identificadas pela visualização das seguintes características observadas nas árvores:

Queda de folhas - considerou-se que uma árvore estava perdendo folhas, quando era verificada no solo abaixo desta, um aumento na quantidade de folhas e também quando eram observadas falhas na copa (espaços vazios) ou galhos sem folhas.

Brotamento - aparecimento de pequenas folhas (primórdios foliares, de coloração verde bem claro).

Floração - desde o período do aparecimento dos primeiros botões até a antese das últimas flores.

Frutificação - foi considerado o período do aparecimento dos primeiros frutos jovens até o amadurecimento e dispersão das sementes.

Foram construídos fenogramas, sob a forma de porcentagem de indivíduos em uma determinada fenofase por mês.

Resultados

C. xanthocarpa apresentou marcada sazonalidade para todos os eventos estudados, os quais foram bastante sincronizados, tanto ao nível populacional como individual (Tabela 1).

Na maior parte do ano todos os indivíduos da população, apresentaram somente folhas maduras, com abscisão entre junho a agosto (Figura 3A e B). No entanto, após um breve período sem ou com pouquíssimas folhas ocorreu o brotamento, em geral antes mesmo do início da estação chuvosa (Figura 4A e B). Após o brotamento, as folhas permaneceram verdes claras e mais brilhantes (folhas novas), até o início de novembro (Figura 5A).

A fase reprodutiva foi sazonal, iniciando em agosto e setembro e terminando em dezembro. Durante os três anos de observação somente em 1996 ocorreu reprodução de grande parte dos indivíduos (Figura 5B e 6A). A floração ocorreu nos meses de setembro e outubro, sendo a duração desta fenofase de aproximadamente 30 dias.

A frutificação iniciada em outubro, foi uma fenofase relativamente rápida, ocorrendo a dispersão para a maioria das plantas em dezembro (Figura 6A). Os indivíduos apresentaram frutos maduros por um período aproximado de 15 dias. Em aproximadamente 50% dos indivíduos que frutificaram foi observado uma grande abscisão de frutos verdes (Figura 6B).

Em 1995 somente duas plantas produziram frutos, que foram altamente predadas junto com as sementes. Apesar de sincronizada, no ano de 1996 a produção de frutos foi heterogênea entre os indivíduos, com alguns apresentando grande quantidade e outros com pouquíssimos frutos (Tabela 2). Em 1997, embora alguns poucos indivíduos tenham produzido flores em pequena quantidade (Figura 5B), em nenhum foi observado frutificação (Figura 6A). Nos três anos observados existiram indivíduos que nunca se reproduziram (5 casos), o que pode ser devido à variabilidade genética (Tabela 2).

Tabela 1. (cont.) Acompanhamento fenológico de trinta indivíduos numerados (IND) de *Campomanesia xanthocarpa* do Parque Estadual Mata dos Godoy. Legenda: (++++) folhas maduras, (---) perda de folhas, (^^^) ausência ou pouquíssimas folhas, (***) brotamento, (-o-) folhas novas, (-.-) botões, (-*-) flores abertas, (xxx) frutos verdes, (-x-) frutos maduros. (continua)

IND	95				96				97							
	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N
13	--^	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	**								**					**		
		o-o-o-o								o-o-o-					o-o-	
										-.-*						
										xx-x-						
14	--^	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	**								**					**		
		o-o-o-o-								o-o-o-o					o-o-o	
										-.-*					-.-	
										xx-x-						
15	--^	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	**								**					**		
		o-o-o-o-								o-o-o-o					o-o-o-	
		-.-*-								-.-*-						
		xx-x-								xx-x-x						
16	--	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	**								**					**		
		o-o-o-o-								o-o-o-					o-o-o-	
										-.-*-						
										xx-x-x						
17	--	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	**								**					**		
		o-o-o-o-o								o-o-o-o					o-o-o-	
										-.-*-						
										xxx-x-x						
18	--	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	**								**					**		
		o-o-o-o-								o-o-o-					o-o-o-	
										-.-*-						
										xxx-x-x						

Tabela 1. (cont.) Acompanhamento fenológico de trinta indivíduos numerados (IND) de *Campomanesia xanthocarpa* do Parque Estadual Mata dos Godoy. Legenda: (+++) folhas maduras, (---) perda de folhas, (^^^) ausência ou pouquíssimas folhas, (***) brotamento, (-o-) folhas novas, (-.-) botões, (-*-) flores abertas, (xxx) frutos verdes, (-x-) frutos maduros. (continua)

IND	95			96			97										
	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
19	--	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	**												**			**	
	O-O-O-O-												O-O-O-			O-O-O-	
													-.-*-				
													XX-X				
20	--	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	**												**			**	
	O-O-O-O-												O-O-O-			O-O-O-	
21	^^	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	**												**			**	
	O-O-O-O-												O-O-O-			O-O-O-	
													-.-*-				
													XX-X-				
22	--	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	**												**			**	
	O-O-O-O-												O-O-O-			O-O-O-	

ÁREA NÃO ALAGÁVEL

23	--	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	**												**			**	
	O-O-O-O-												O-O-O-O			O-O-O-	
													-.-*-				
													XX-X-				
24	--	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	**												**			**	
	O-O-O-O-												O-O-O-O			O-O-O-	
													-.-*-			-.-	
													XX-X-X				

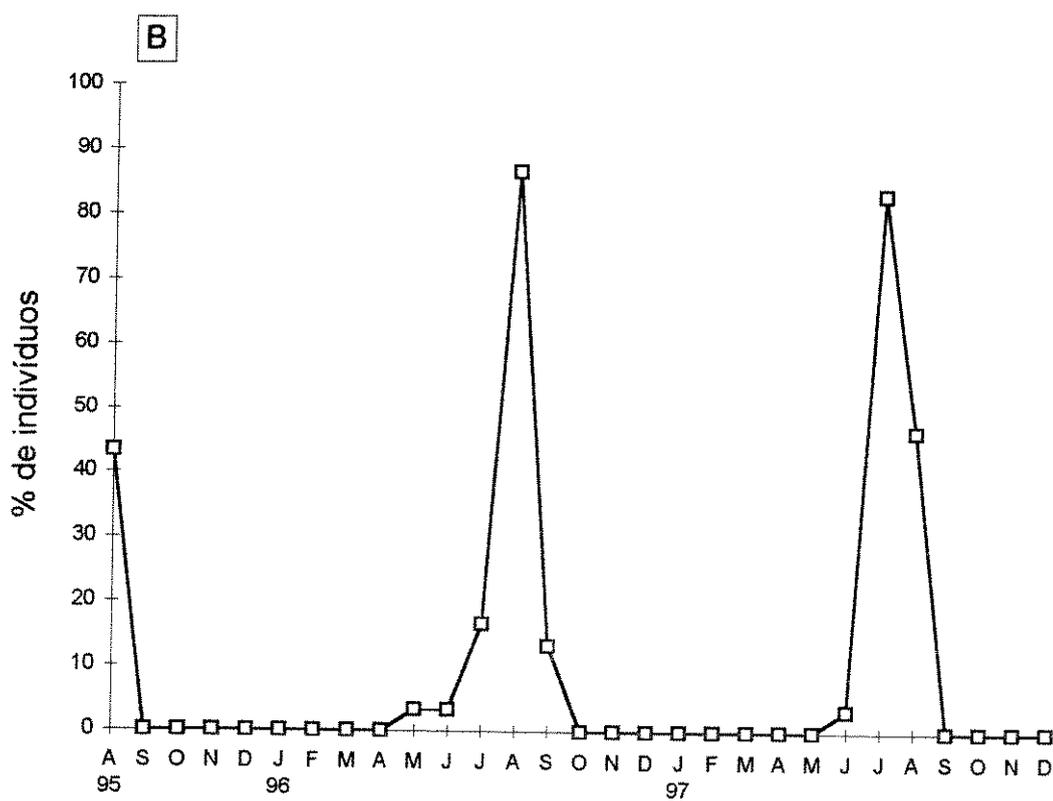
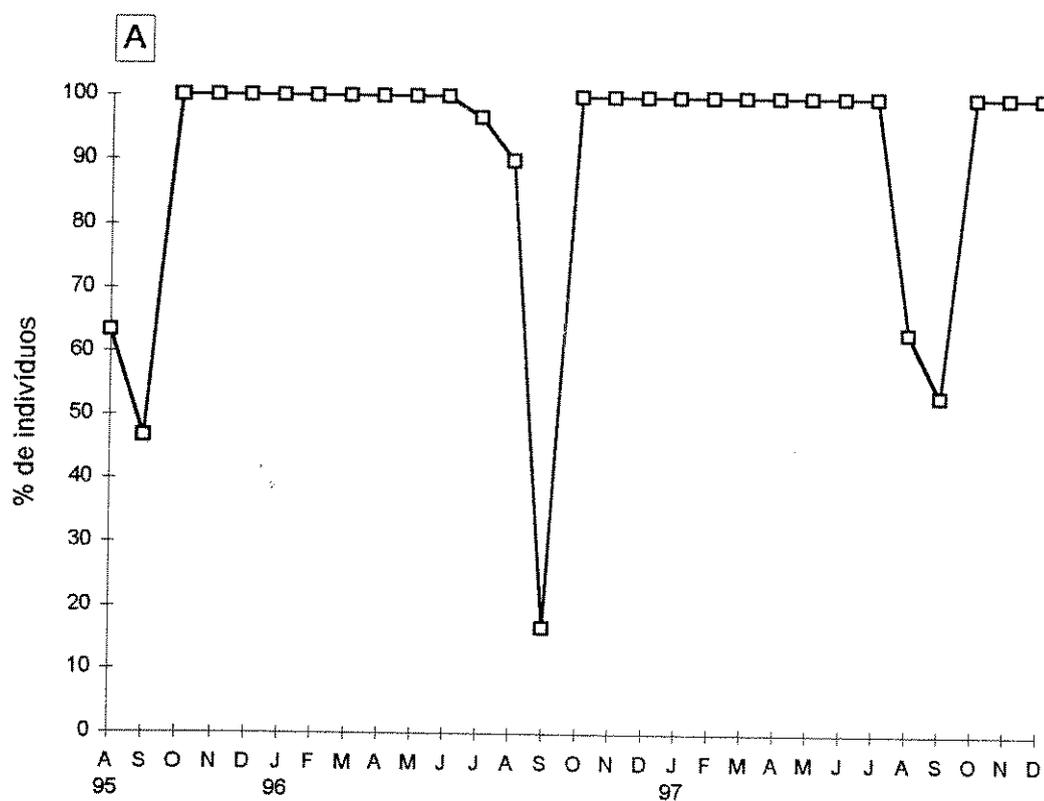


Figura 3. Fenogramas de *Campomanesia xanthocarpa* para folha madura (A) e queda de folhas (B) durante o período de agosto de 1995 a dezembro de 1997 no Parque Estadual Mata dos Godoy.

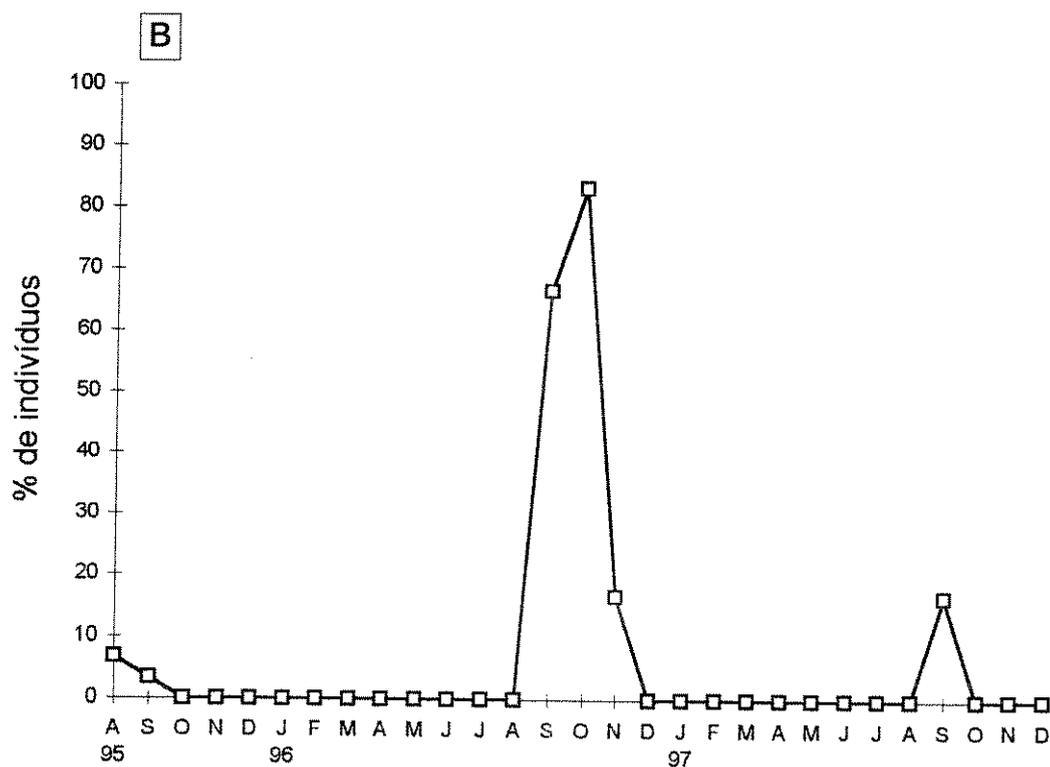
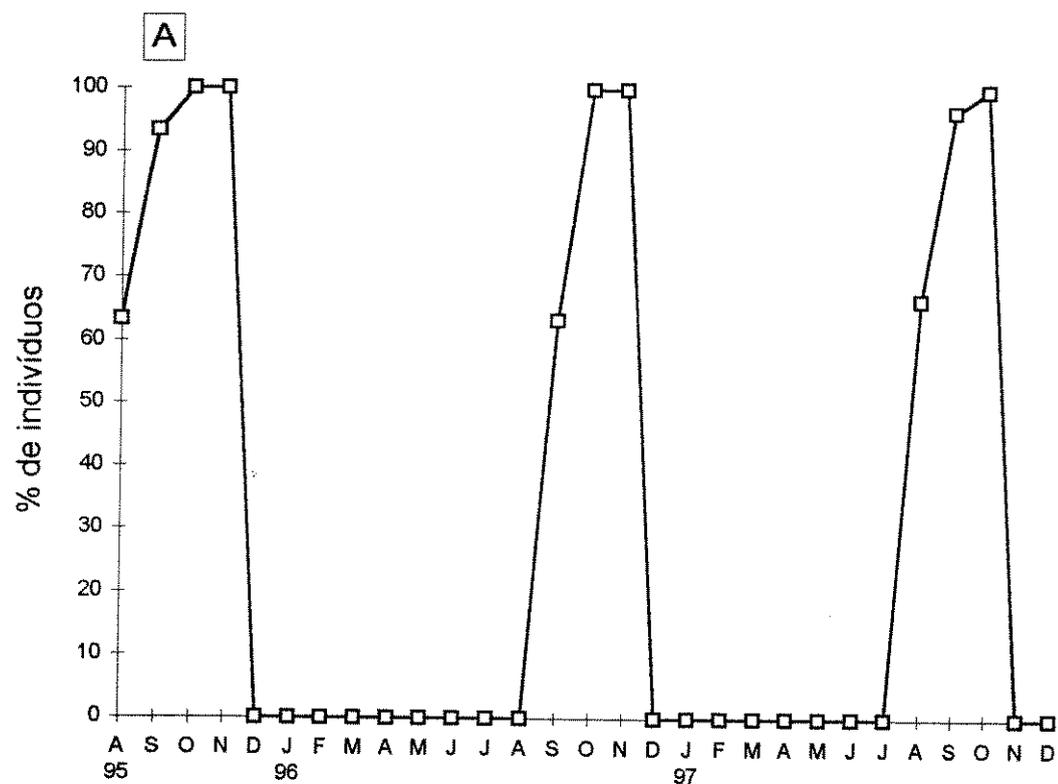


Figura 5. Fenogramas de *Campomanesia xanthocarpa* para folhas novas (A) e floração (B) durante o período de agosto de 1995 a dezembro de 1997 no Parque Estadual Mata dos Godoy.

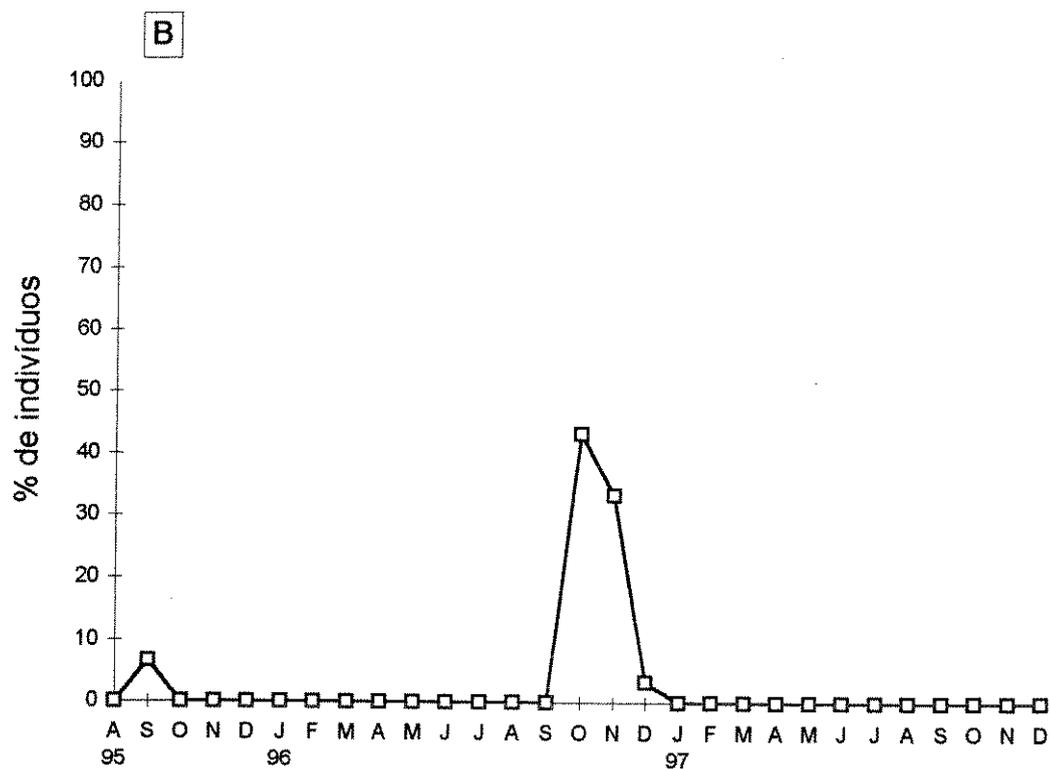
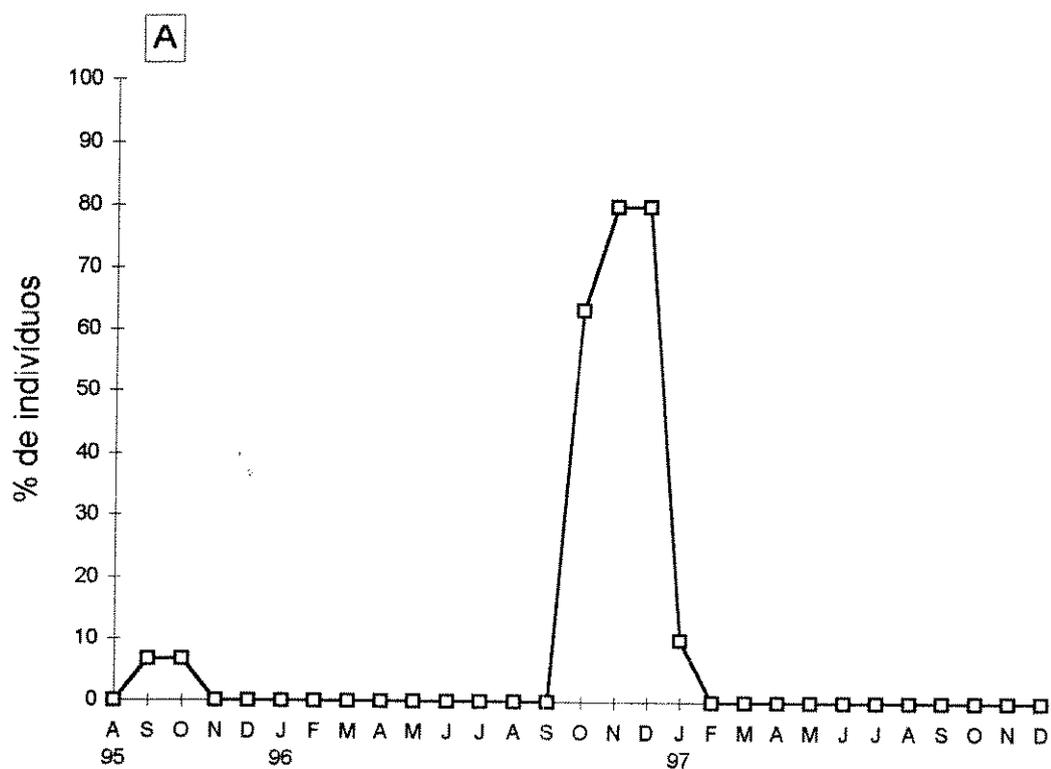


Figura 6. Fenogramas de *Campomanesia xanthocarpa* para frutificação (A) e queda de frutos verdes (B) durante o período de agosto de 1995 a dezembro de 1997 no Parque Estadual Mata dos Godoy.

Tabela 2. Eventos reprodutivos de trinta indivíduos numerados (IND) de *Campomanesia xanthocarpa* durante os anos de estudo.

	IND	1995	1996	1997
AA	1	-	fr	-
	2	-	fr	-
	3	-	fr	-
	4	-+	-+	-+
	5	-	fr	-
	6	-	fr-	-
	7	-	fr	-
	8	-	fr	-
	9	fr*	fr	-
	10	-	fr-	-
	11	-	fr-	-
	12	-	fr	-
	13	-	fr	-
	14	-	fr	-
	15	fr-	fr	-
	16	-	fr	-
	17	-	fr	-
	18	-	fr	-
	19	-	fr-	-
	20	-	-	-
	21	-	fr	-
	22	-	-	-
ANA	23	-	fr	-
	24	-	fr	-
	25	-	fr	-
	26	-	-	-
	27	-	fr	-
	28	-+	-+	-
	29	-	fr	-
	30	-	fr-	-

fr = ocorrência de frutificação.

fr- = ocorrência de frutificação com pouquíssimos frutos.

fr* = ocorrência de frutificação com alta predação dos frutos.

- = não ocorrência de frutificação.

+ = indivíduos que tiveram queda de parte da copa durante o período de estudo.

Discussão

Para a população de *C. xanthocarpa*, todas as fenofases foram sincrônicas e, de maneira geral, com pouca variação entre os indivíduos. A queda de folhas ocorreu no final da estação seca, o que pode ter sido consequência do estresse hídrico. Trabalhos desenvolvidos com espécies de ambientes ripários (Reich & Borchert 1984) e com várias espécies de florestas semidecíduas (Monasterio & Sarmiento 1976, Morellato 1991, Pedroni 1993) têm considerado a seca como o principal fator responsável pela queda das folhas. No entanto, no presente estudo, foi observada

alta pluviosidade no mês de junho de 1997, que não interferiu na magnitude e época da queda das folhas. Este resultado indica duas causas: que o período de seca ocorrido antes de junho foi suficiente para produzir algum estímulo que levasse à abscisão foliar ou que a idade das folhas foi importante para a abscisão, pois a partir de setembro não apareceram mais folhas novas. Oosting (1956 apud Pedroni 1993) cita a idade das folhas como uma causa importante envolvida na queda de folhas de árvores decíduifolia.

Ainda a respeito da queda de folhas no ano de 1997, pode-se considerar também que a época do ano para abscisão foliar é determinada geneticamente dadas as condições médias de seca e chuva (ver diagrama climático médio, Figura 1) ou ainda que a resposta às condições do ambiente são defasadas, ou seja, só vão ser sentidas em um período futuro. Nesta ambiguidade, existem duas possibilidades antagônicas. Na primeira, a resposta é evolutiva e não afetada por variações anuais e na segunda a resposta é ecológica, sendo defasada temporalmente.

Em *C. xanthocarpa*, a queda das folhas parece determinar o início do brotamento, pois este ocorreu logo após a forte abscisão foliar e foi uma fenofase bastante marcante, com alta sincronia para a população e entre os indivíduos. O fluxo sazonal de folhas novas é um traço característico das florestas tropicais sazonais (Longman & Jenik 1987) e tem aparecido imediatamente depois da queda das folhas, como uma fenofase marcante em populações de árvores de florestas semidecíduas brasileiras (Morellato et al. 1989, Morellato & Leitão Filho 1990).

O brotamento em *C. xanthocarpa* foi um pouco antes do início da estação chuvosa. Considerando que para ocorrer brotamento as plantas devem apresentar um balanço hídrico positivo (Reich & Borchert 1984), os resultados apresentados estão de acordo com duas hipóteses que podem ser testadas. Primeira, ao final da estação seca as plantas perdem folhas diminuindo a transpiração, mas mantêm uma absorção lenta da água ainda restante no solo, suficiente para aumentar o potencial de água da árvore e permitir o brotamento (Borchert 1980). Segunda, mesmo no final da estação seca, em função de chuvas isoladas, o balanço hídrico está positivo ao ponto de possibilitar a quebra da quiescência das gemas (Reich & Borchert 1982).

O início da floração da espécie estudada foi logo depois do brotamento. Este resultado parece confirmar a afirmação de Alvin (1966 apud Magalhães & Alencar 1979) da existência de uma relação entre a emissão de folhas e a floração, com o estímulo desta última originando em mecanismos hormonais, a partir de folhas novas.

Segundo a classificação de Newstrom et al. (1994), a floração da população de *C. xanthocarpa* pode ser considerada como breve, o que está relacionado à grande sincronia observada no ano de 1996. Janzen (1980) cita que a sincronização da floração, pode ocorrer devido a uma série de padrões de seleção relacionados a fatores bióticos, com as necessidades de: estimular a polinização cruzada, de haver sincronia com a atividade de polinizadores, de reduzir as interferências competitivas e de saciar as populações de herbívoros. No entanto, Rathcke (1983)

relata que a alta sincronia pode ser vantajosa ou não, dependendo da interação dependente da densidade com os outros organismos. Aumentando a sincronia pode aumentar a atratividade pela ostentação floral, podendo saciar os polinizadores ou predadores.

A floração de *C. xanthocarpa* ocorreu no início da estação chuvosa, padrão este observado para muitas espécies arbóreas do sudeste do Brasil (Morellato et al. 1990, Morellato 1991). Opler et al. (1976) verificaram espécies arbóreas tropicais exibindo episódios de florescimento extremamente breves e altamente sincrônicos, e sugeriram que o início das chuvas seria o principal fator envolvido, descartando outros fatores que geralmente são levantados como fotoperíodo e temperatura.

Como entre os anos observados, a floração em *C. xanthocarpa* não apresentou tanta regularidade ao nível individual e nenhuma ao nível populacional, fica difícil fazer relações com fatores abióticos. Desse modo, aparentemente os fatores que induzem a floração devem estar relacionados com fatores bióticos, como aqueles levantados anteriormente para explicar a sincronia e também possivelmente a alocação de recursos dentro da planta.

Os resultados de floração e frutificação indicam que *C. xanthocarpa* apresenta padrão de reprodução supranual no Parque, com anos de intensa produção de frutos seguidos por anos de pouca ou nenhuma produção. Vários outros trabalhos desenvolvidos com espécies que ocorrem em florestas brasileiras têm observado padrões supranuais de reprodução (Magalhães & Alencar 1979, Alencar 1988, Morellato et al. 1990, Pedroni 1993).

Na espécie estudada, o desenvolvimento e maturação dos frutos ocorreram logo após a floração, com a dispersão concentrando-se no início de dezembro de 1996. O alagamento na área onde estava a maioria dos indivíduos estudados foi em janeiro e fevereiro de 1997 (ver Introdução geral). Estes resultados indicam que quando ocorreu o alagamento, a germinação das sementes já havia acontecido, pois as sementes de *C. xanthocarpa* não germinam em locais alagados (observação pessoal). Isto foi confirmado pela observação de grande quantidade de plântulas em fevereiro de 1997 (Capítulo 3).

A quantidade de frutos entre os indivíduos foi bem mais heterogênea que a de flores. Indivíduos que tinham muitas flores apresentaram relativamente poucos frutos. Uma das causas responsáveis por esta diferença, foi que em parte dos indivíduos houve abscisão de frutos verdes bem pequenos, que não apresentaram nenhum sinal de herbivoria (observação pessoal). Além disso, podem ter ocorrido variações na partição de recursos, limitando a produção de frutos em determinados indivíduos. Esta hipótese foi levantada por Carthew (1993), a partir de evidências experimentais. Poderia-se inferir também que em determinados indivíduos houve menor polinização, o que parece improvável no presente estudo devido à sincronia da floração e proximidade dos indivíduos.

A sincronia das fenofases apresentada por *C. xanthocarpa* no Parque Estadual Mata dos Godoy, reforça estudos que têm considerado eventos fenológicos como adaptações a agentes seletivos bióticos e abióticos (por exemplo em Schaik et al. 1993). No caso da supranualidade na produção de frutos, parece que fatores endógenos (ver Borchert 1983) e fatores bióticos são os principais envolvidos.

Referências bibliográficas

- ALENCAR, J.C. 1988. Estudos silviculturais de uma população natural de *Copaifera multijuga* Hayne - Leguminosae, na Amazônia Central. IV. Interpetração de dados fenológicos em relação a elementos climáticos. Acta Amazônica 18:199-209.
- BORCHERT, R. 1980. Phenology and ecophysiology of a tropical tree, *Erythrina poeppigiana* O.F. Cook. Ecology 61:1065-1074.
- BORCHERT, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. Biotropica 15:81-89.
- CARTHEW, S.M. 1993. Patterns of flowering and fruit production in a natural population of *Banksia spinulosa*. Australian Journal of Botany 41:465-480.
- FRANKIE, G.W., BAKER, H. & OPLER, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. Journal of Ecology 62:881-915.
- JANZEN, D.H. 1978. Seedling patterns of tropical trees. In Tropical trees as living systems (P.B. Tomlinson and M.H. Zimmerman ed.). Cambridge University Press, Cambridge, p.82-128.
- JANZEN, D.H. 1980. Ecologia vegetal nos trópicos. EPU e EDUSP, São Paulo.
- KAGEYAMA, P.Y. 1987. Conservação in situ de recursos genéticos de plantas. IPEF 35:7-37.
- KÖPPEN, W. 1948. Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra. Fondo de cultura económica, México.
- LONGMAN, K.A. & JENIK, J. 1987. Tropical Forest and its Enviroments. Longman Scientific & Technical, New York.
- MAGALHÃES, L.M.S. & ALENCAR, J.C. 1979. Fenologia do pau-rosa (*Aniba duckei* Kostermans) Lauraceae, em floresta primária na Amazônia Central. Acta Amazonica 9:227-232.
- MONASTERIO, M. & SARMIENTO, G. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. Journal of Biogeography 3:325-356.
- MORELLATO, L.P.C. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, UNICAMP, Campinas, SP.

- MORELLATO, L.P.C. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiá, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 50:163-173.
- MORELLATO, L.P.C. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1996. Reproductive phenology of climbers in a Southeastern Brazilian forest. *Biotropica* 28:180-191.
- MORELLATO, L.P.C., LEITÃO-FILHO, H.F., RODRIGUES, R.R. & JOLY, C.A. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta de altitude na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia* 50:149-162.
- MORELLATO, L.P.C., RODRIGUES, R.R., LEITÃO-FILHO, H.F. & JOLY, C.A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia* 12:85-98.
- NEWSTROM, L.E., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26:141-159.
- OPLER, P.A., FRANKIE, G.W. & BAKER, H.G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3:231-236.
- PEDRONI, F. 1993. Ecologia da copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf. Caesalpiniaceae) na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP. Tese de Mestrado, UNICAMP, Campinas, SP.
- RATHCKE, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. In *Pollination Biology* (L. Real ed.). Academic Press, New York, p.305-329.
- RATHCKE, B. & LACEY, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:179-214.
- REICH, P.B. & BORCHERT, R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 63:294-299.
- REICH, P.B. & BORCHERT, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:61-74.
- REITZ, P.R. 1977. Flora ilustrada catarinense - Myrtaceas. Parte 1. Raolino Reitz (ed), Itajaí.
- SCHAIK, C.P., TERBORGH, J.W. & WRIGHT, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353-377.
- SILVEIRA, M. 1993. Estrutura vegetacional em uma topossequência no Parque Estadual "Mata dos Godoy", Londrina, PR. Tese de mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR

Capítulo 7

**Herbivoria foliar de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do Parque Estadual
Mata dos Godoy-PR**

ABSTRACT - (Leaf herbivory *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) in the Mata dos Godoy State Park). Three 5000 m² sample areas were set, one flooded (AA) and two unflooded, to study leaf herbivory *Campomanesia xanthocarpa* in different areas of the semi deciduous forest at the Mata dos Godoy State Park (23°27'S and 51°15'W), Londrina, PR, Brazil. The herbivory was recorded on the leaves, the height was measured and the individuals that died were recorded every six months from May 1995 to May 1997. There was no great variation in the herbivory during the year. Regardless of the area, the majority of the individuals had a great number of leaves little eaten. No effect of the herbivory on the growth or mortality rates was observed. Considering the relationship between growth and survival with the competitive capacity and fertility, the results indicated that the leaf herbivory seem not to affect the fitness of individuals of this species. It is possible that the herbivore eating a little from each individual, without damaging its success in the population.

RESUMO - (Herbivoria foliar de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) do Parque Estadual Mata dos Godoy-PR). Para conhecer aspectos da herbivoria foliar de *C. xanthocarpa* em diferentes áreas da floresta semidecídua do Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W), Londrina, PR, Brasil, foram demarcadas três áreas de amostragem de 5000 m² cada, sendo uma área alagável (AA) e duas não. Semestralmente, de maio de 1995 a maio de 1997, registrou-se a herbivoria das folhas, mediu-se a altura e anotou-se os indivíduos que morreram. Não houve grande variação na herbivoria durante o ano. Independentemente da área, a maioria dos indivíduos apresentou grande quantidade de folhas pouco herbivoradas. Não foi observado efeito da herbivoria sobre a taxa de crescimento e sobre a mortalidade da espécie. Considerando a relação entre crescimento e sobrevivência com a capacidade competitiva e a fecundidade, os resultados indicaram que a herbivoria foliar parece não afetar a aptidão dos indivíduos desta espécie. É possível que os herbívoros pastam um pouco de cada indivíduo, de forma a não comprometer o sucesso deste na população.

Key words - Brazil, *Campomanesia xanthocarpa*, flooded area, leaf herbivory, semideciduous forest

Introdução

Vários fatores externos podem interferir no desempenho das plantas. Um destes é a herbivoria, que afeta todas as fases do ciclo de vida das plantas (Crawley 1983, 1989). Nos primeiros estádios de desenvolvimento, as populações estão mais vulneráveis aos ataques de herbívoros, os quais exercem uma importante pressão de seleção (Crankshaw & Langenheim 1981), levando as plantas à evolução de defesas químicas, mecânicas e fenológicas (Coley & Barone 1996), alterando as relações competitivas entre as espécies e afetando outros atributos demográficos (Núñez-Farfán & Dirzo 1985). Entretanto, existem poucas informações sobre herbivoria combinadas com dados demográficos, com o objetivo de verificar os efeitos desta sobre a dinâmica de populações de espécies perenes (Ehrlén 1995b).

A taxa de herbivoria pode ser afetada pela idade da folha, qualidade da folha, tamanho da planta, posição da planta, tipo de vegetação e variação temporal nas condições ambientais (Coley 1983a, b, Marquis 1987). Em áreas florestadas que apresentam estacionalidade, a herbivoria foliar tende a se concentrar na estação chuvosa, dada à deciduidade estacional da floresta (Filip et al. 1995). A abundância de herbívoros é geralmente baixa durante a estação seca, tornando as folhas produzidas nesta estação temporariamente livre dos herbívoros (Boinski & Fowler 1989). Aide (1992) observou que folhas de *Hybanthus perenifolius* produzidas durante a estação seca foram menos danificadas que folhas produzidas na estação úmida.

Além da estacionalidade, variações espaciais também podem ter um importante efeito sobre o nível de dano provocado por herbívoros nas folhas (Ehrlén 1995a), podendo inclusive ter uma relação direta com a densidade dos indivíduos (Nava & Amo 1985).

Variações intraespecíficas do nível de herbivoria podem alterar a aptidão das plantas. A maioria dos danos provocados por herbívoros ocorre quando a folha é jovem (Denslow & Hartshorn 1994, Coley & Barone 1996) e este dano afeta o crescimento, sobrevivência e reprodução dos indivíduos da população (Crawley 1985, Ehrlén 1995b), interferindo na capacidade competitiva das plantas sob uma escala de tempo ecológica e evolutiva (Coley et al. 1985). No entanto, a grande variação na herbivoria entre indivíduos em populações naturais não é suficientemente documentada (Nascimento & Hay 1993).

Um dos remanescentes florestais mais importantes da Bacia do Rio Tibagi, na região norte do Paraná é o Parque Estadual Mata dos Godoy. Esta floresta estacional semidecidual apresenta diferenças ambientais entre a porção norte e a sul, sendo que esta última apresenta áreas alagáveis, com maior luminosidade e maior amplitude térmica (Bianchini 1998). Estas características sugerem a ocorrência de variações temporais e espaciais na herbivoria foliar das espécies que têm indivíduos ocorrendo nas áreas alagáveis e não alagáveis, como é o caso de *Campomanesia xanthocarpa*. Com o objetivo de conhecer aspectos da herbivoria desta espécie, procurou-se responder às

seguintes questões: O grau de herbivoria foliar varia durante o ano? A disponibilidade de folhas está relacionada ao grau de herbivoria? Existe variação no grau de herbivoria foliar entre áreas alagáveis e não alagáveis do Parque? O grau de herbivoria varia entre os indivíduos? O grau de herbivoria foliar afeta o crescimento dos indivíduos? A herbivoria foliar afeta a chance de sobrevivência dos indivíduos?

Material e métodos

O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27' S e 51°15' W), Londrina, PR, Brasil, encontrando-se sob o trópico de Capricórnio. A floresta do Parque, em ótimas condições de preservação, tem uma área de 680 ha. O relevo apresenta-se como uma suave planície na porção norte, contando com algumas colinas paralelas, com declive moderado na parte sul. A encosta destas colinas pode atingir o rio dos Apertados, que delimita a parte sul do Parque, formando elevados barrancos ou pode terminar em uma área aluvial com cerca de 10-30m de largura, a qual está sujeita a inundações. A formação florestal é classificada como floresta estacional semidecidual (Silveira 1993).

A espécie estudada foi *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae), conhecida como gabirobeira ou gabiroba. Árvore de dossel de 10 a 20m de altura e comumente com um diâmetro de 30 a 50cm. É seletiva higrófito e mesófito até heliófito, abundante em solo úmido, tais como depressões dos terrenos ou proximidade de rios (maiores informações sobre a espécie ver Reitz 1977).

Foram definidas três áreas amostrais de 5000 m² (0,5 ha) cada, sendo uma sujeita a inundação e duas não. A área alagável (AA) localiza-se às margens do ribeirão dos Apertados em terreno plano, a uma altitude de aproximadamente 500 m. As áreas não alagáveis (ANA), distando cerca de 2 km do ribeirão, a uma altitude de aproximadamente 600 m, foram chamadas de ANA1 e ANA2. As análises das áreas foram feitas separadamente, possibilitando verificar se os resultados das ANA apresentariam-se mais homogêneos quando comparados aos da AA.

Visando facilitar a localização e contagem dos indivíduos, foram demarcadas em cada área amostral 50 parcelas de 10 x 10 m (100 m²). Dentro de cada parcela, em maio de 1995 todos os indivíduos foram marcados com plaquetas metálicas numeradas. Semestralmente, durante o período de maio de 1995 a maio de 1997, registrou-se a herbivoria das folhas e a altura (medidas de comprimento) de todos os indivíduos menores ou iguais a 1,5 m de comprimento. Os indivíduos que morreram foram anotados.

A herbivoria das folhas foi registrada a partir da separação do limbo em quatro categorias: não herbivorado, até 1/3, > 1/3 a 2/3 e > 2/3 herbivorado. Analisou-se a porcentagem de folhas

herbivoradas de cada categoria. Para determinação do erro padrão os dados foram transformados para arco seno da raiz quadrada da proporção e depois retransformados para porcentagem.

Para comparação da herbivoria entre os indivíduos, estes foram separados em classes com 0-25%, >25-50%, >50-75% e >75 a 100% das folhas herbivoradas e determinou-se a porcentagem de indivíduos pertencentes a cada uma delas. Comparou-se também a taxa de crescimento em altura (cm/ano) dos indivíduos destas diferentes classes, para as três áreas juntas no período de maio a novembro de 1996.

Para relacionar herbivoria com mortalidade, foram realizados testes de qui-quadrado comparando o número de mortos dentre os indivíduos pouco herbivorados com aqueles dentre os muito herbivorados. Foram considerados pouco herbivorados aqueles indivíduos que não apresentaram em nenhuma das datas de amostragem, mais da metade das folhas com limbo pertencentes à categoria >2/3 herbivorado. Os testes de qui-quadrado foram estruturados da seguinte forma:

	Núm. indivíduos	Núm. mortos (obs.)	Núm. mortos (esp.)
Pouco herbivorado	X	M _x	$(X/T_I) T_M$
Muito herbivorado	Y	M _y	$(Y/T_I) T_M$
Total	T _I	T _M = M _x + M _y	

Resultados

A herbivoria foliar não sofreu grandes variações durante o ano em nenhuma das áreas estudadas (Figura 1), apesar das plantas de *C. xanthocarpa* terem apresentado uma menor disponibilidade de folhas no mês de maio, como consequência da deciduidade (Figura 2).

Independentemente da área amostral, a grande maioria das folhas estava nas categorias de limbo não herbivorado e até 1/3 herbivorado, menos que 5% das folhas apresentaram mais que 2/3 do limbo herbivorado. Quando foram considerados os indivíduos que germinaram no período de novembro de 1996 a maio de 1997, a porcentagem de folhas com limbo não herbivorado aumentou nas AA e ANA1 (Figura 1).

Houve uma grande variação na quantidade de folhas herbivoradas entre os indivíduos. Uma porcentagem bem pequena apresentou 0-25% das folhas herbivoradas. Em todas as áreas amostradas, mais da metade dos indivíduos apresentou acima de 50% das folhas herbivoradas. A quantidade de plantas com pouca herbivoria foliar aumentou, quando considerou-se os recém germinados no período de novembro de 1996 a maio de 1997 (Figura 3).

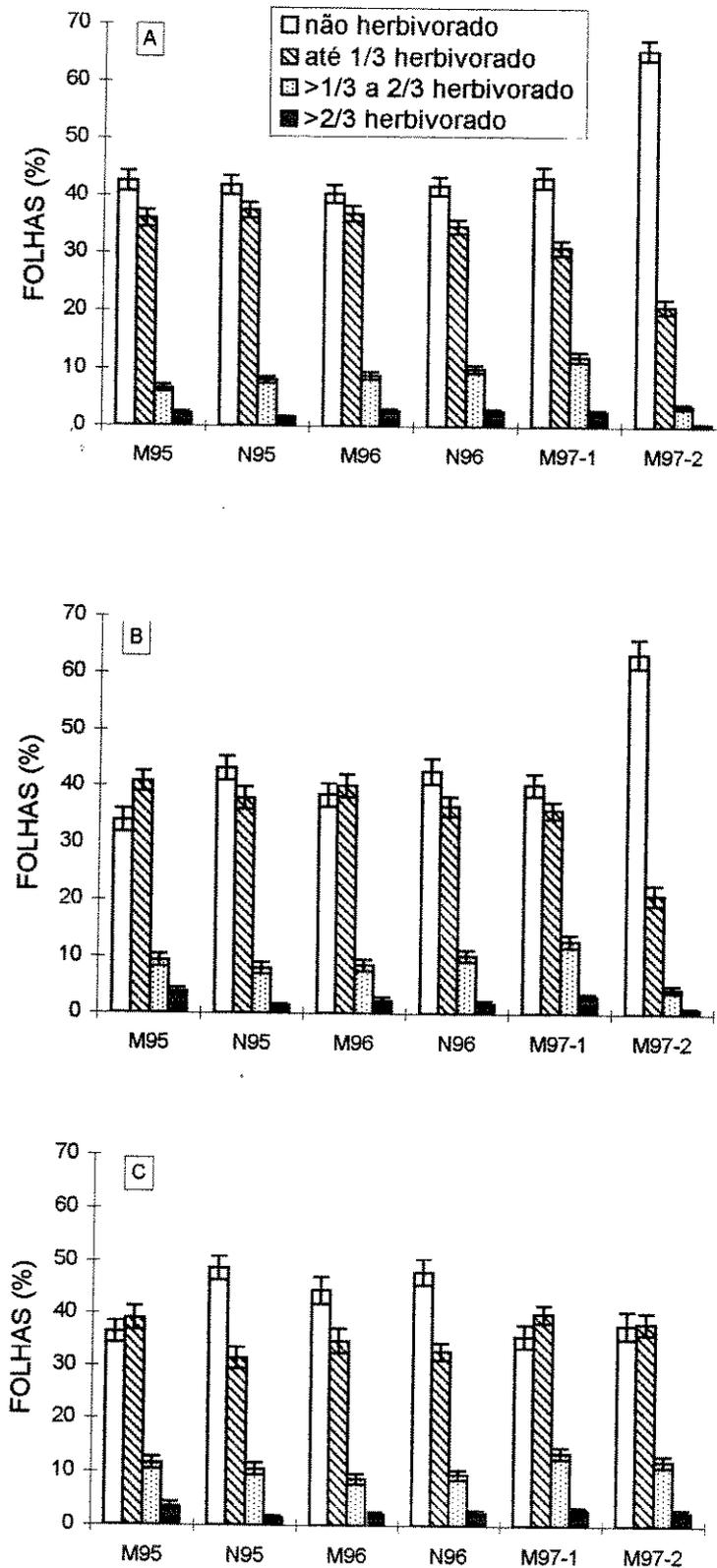


Figura 1. Variações semestrais (M-maio, N-novembro) na porcentagem de folhas de *Campomanesia xanthocarpa*, pertencentes às diferentes categorias de limbo herbivorado, na área alagável (A), área não alagável 1 (B) e área não alagável 2 (C). M97-2 = incluindo os indivíduos que germinaram durante o período de novembro de 1996 a maio de 1997. As barras verticais indicam o erro padrão.

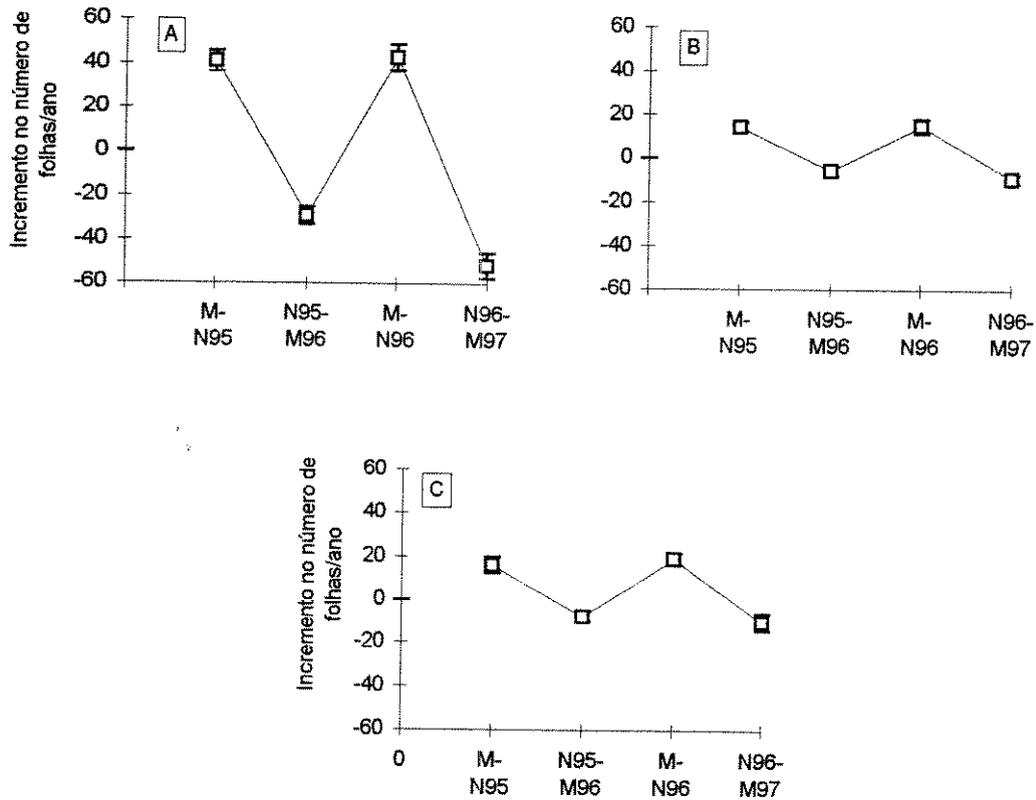


Figura 2. Incremento no número de folhas de *Campomanesia xanthocarpa* em diferentes períodos semestrais, na área alagável (A), área não alagável 1 (B) e área não alagável 2 (C). As barras verticais indicam o erro padrão. Tomada do Capítulo 5 (Figura 4).

A taxa de crescimento em altura de *C. xanthocarpa* apresentou grande variação dentro de cada classe de indivíduos com diferentes porcentagens de herbivoria foliar, além disso, esta taxa não foi diferente para os indivíduos das diferentes classes (Figura 4).

Os indivíduos com maior grau de herbivoria, não experimentaram maior mortalidade que aqueles considerados pouco herbivorados (Tabela 1).

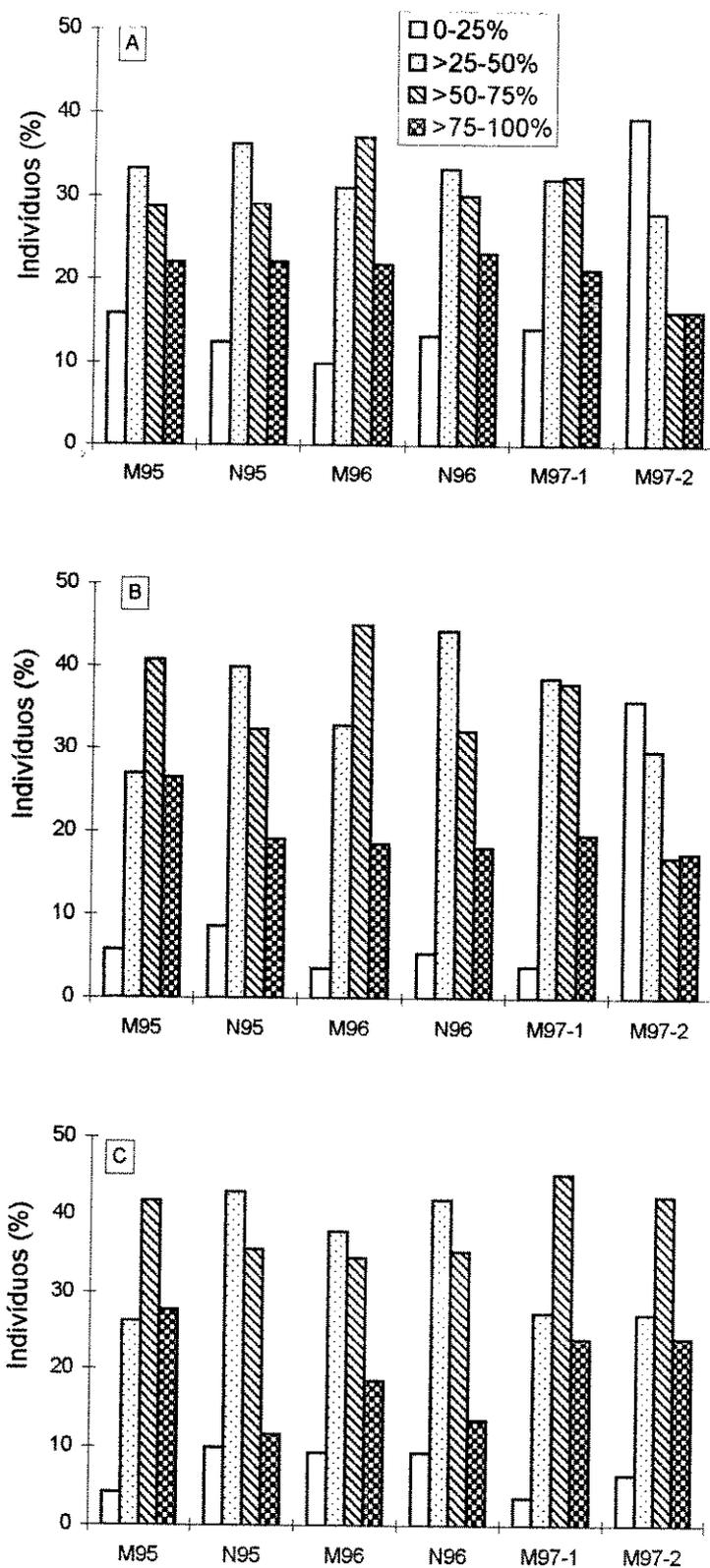


Figura 3. Variações semestrais (M-maio, N-novembro) na porcentagem de indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa*, pertencentes às diferentes classes de folhas herbivoradas, na área alagável (A), área não alagável 1 (B) e área não alagável 2 (C). M97-2 = incluindo os indivíduos que germinaram durante o período de novembro de 1996 a maio de 1997.

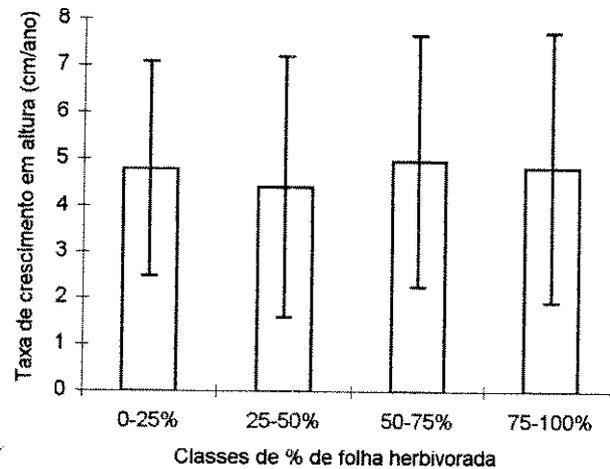


Figura 4. Taxa de crescimento em altura de indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa*, pertencentes às diferentes classes de porcentagem de folhas herbivoradas, das três áreas amostrais conjuntamente. As barras verticais indicam o erro padrão.

Tabela 1. Relação entre os indivíduos de *Campomanesia xanthocarpa* pouco e muito herbivorados com a mortalidade, na área alagável (AA), área não alagável 1 (ANA1) e área não alagável 2 (ANA2). N = número de indivíduos; M = número de indivíduos mortos; M_{esp} = número esperado de mortos.

Área		N	M	M_{esp}	X^2	p
AA	Pouco herbivorado	377	73	69,7	0,114	>0,5
	Muito herbivorado	45	5	8,32	0,956	>0,25
	Total	422	78			
ANA1	Pouco herbivorado	165	16	16,59	0,0005	>0,975
	Muito herbivorado	14	2	1,41	0,006	>0,9
	Total	179	18			
ANA2	Pouco herbivorado	111	4	4,55	0,0005	>0,975
	Muito herbivorado	11	1	0,45	0,005	>0,9
	Total	122	5			

Discussão

O grau de herbivoria foliar em *C. xanthocarpa* foi baixo e não variou em diferentes épocas do ano, indicando que esta espécie não sofre maior herbivoria na estação úmida, como postulado para várias espécies arbóreas tropicais (Coley 1983a, Nava & Amo 1985, Filip et al. 1995).

Resultados como os apresentados por *C. xanthocarpa* foram observados em *Metrodorea pubescens* (Nascimento & Hay 1993) e em *Ipomoea wolcottiana* (Filip et al. 1995).

Danos provocados pela herbivoria na estação úmida, pode ser baixos devido à defesa ou escape no tempo e no espaço (Rosenthal & Konaten 1994). No caso de *C. xanthocarpa* é possível que a estratégia mais provável seja o escape no tempo. Considerando que devido à maior qualidade nutricional das folhas jovens, estas sofrem maior herbivoria que as maduras (Denslow & Hartshorn 1994, Coley & Barone 1996) e que na estação seca a quantidade de herbívoros é menor (Janzen 1973, Wolda 1978), sugere-se que espécies como *C. xanthocarpa* que produzem folhas no final da estação seca (Capítulo 6) podem experimentar herbivoria foliar reduzida. Além disso, esta espécie apresentou grande sincronia na produção de folhas (Capítulo 6), que deve estar contribuindo com o menor dano foliar, por saciação os herbívoros. Resultados e sugestões semelhantes foram descritos para *Gustavia superba* por Aide (1991) e para várias outras espécies estudadas em Ghana por Lieberman & Lieberman (1984) e no Panamá por Aide (1993).

A não variação da herbivoria de *C. xanthocarpa* entre as áreas amostradas, indicam que tanto as diferenças abióticas entre elas (Bianchini 1998) quanto a maior densidade desta espécie na AA (Capítulo 4), não interferem quantitativamente no grau de dano foliar. Nava & Amo (1985) defendem a hipótese da relação direta entre densidade e herbivoria. Entretanto, Ehrlén (1995a, b) estudando *Lathyrus vermes* não observou maior herbivoria em locais onde esta espécie era mais densa.

O efeito da herbivoria depende das respostas das plantas não só ao nível populacional mas também individual (Ehrlén 1995b). Em *C. xanthocarpa*, não obstante os indivíduos terem apresentado variação na porcentagem de folhas herbivoradas, a grande maioria das folhas estava com o limbo pouco danificado, indicando que a quantidade de indivíduos altamente herbivorados era muito baixa. Os poucos trabalhos que abordam a herbivoria ao nível individual têm observado grande variação no grau de herbivoria entre os indivíduos. Isto foi observado em *Trichilia cipo*, *Cecropia insignis* (Coley 1983b) e *Metrodorea pubescens* (Nascimento & Hay 1993).

C. xanthocarpa não teve sua taxa de crescimento afetada pela herbivoria, o que pode ter importante relação com o fato desta espécie não sofrer maior mortalidade com o aumento nos danos foliares. Entre os componentes fisiológicos de tolerância à herbivoria, a taxa de crescimento tem sido considerada fundamental, pois a manutenção desta taxa possibilita à planta repor os tecidos danificados (Rosenthal & Konaten 1994). Entretanto, os danos provocados pelos herbívoros poderia acumular em períodos sucessivos debilitando os indivíduos, o que poderia torná-los mais vulneráveis à mortalidade por outras causas, tais como queda de ramos ou infecções secundárias por patógenos.

A observação de que *C. xanthocarpa* não tem sua taxa de crescimento e mortalidade afetada pela herbivoria foliar, está de acordo com vários resultados já descritos na literatura

(Crawley 1983, Leite & Salomão 1992, Nascimento & Hay 1993, Ehrlén 1995a). Alguns destes trabalhos sugeriram que as plantas têm o seu crescimento mais afetado e uma maior probabilidade de morte, quando os danos são provocados no meristema apical (Ehrlén 1995a, Crawley 1983). Em *C. xanthocarpa* não foi verificado danos no ápice causados por herbívoros. Desse modo, considerando a relação entre crescimento e sobrevivência com a capacidade competitiva e a fecundidade, os resultados indicam que a herbivoria foliar parece não afetar a aptidão dos indivíduos desta espécie.

As observações sobre herbivoria foliar mostraram que no Parque Estadual Mata dos Godoy, existe uma grande quantidade de indivíduos de *C. xanthocarpa* com muitas folhas pouco herbivoradas (menos de 30% do limbo danificado), não afetando com isto o crescimento e sobrevivência das plantas. Parece, portanto, que os herbívoros pastam um pouco de cada indivíduo, sem comprometer o sucesso deste na população. Sendo assim, a não mortalidade dos indivíduos garantiria alimento aos herbívoros.

Observações de campo indicaram que os principais herbívoros de *C. xanthocarpa* são insetos. Considerando os baixos danos provocados nas folhas desta espécie, pode-se levantar uma hipótese a ser testada, de que estes insetos sejam generalistas, e que na realidade eles pastam um pouco de cada espécie. Hipótese semelhante foi levantada por Cruz & Dirzo (1987) trabalhando com 39 espécies arbóreas em Los Tuxtlas no México, onde eles observaram que o grau de herbivoria das folhas não ultrapassava 20%.

Referências bibliográficas

- AIDE, T.M. 1991. Synchronous leaf production and herbivory in juveniles of *Gustavia superba*. *Oecologia* 88:511-514.
- AIDE, T.M. 1992. Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica* 24:532-537.
- AIDE, T.M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology* 74:455-466.
- BIANCHINI, E. 1998. Ecologia de população de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Tese de doutorado, UNICAMP, Campinas, SP.
- BOINSKI, S. & FOWLER, N.L. 1989. Seasonal patterns in a tropical lowland forest. *Biotropica* 21:223-233.
- COLEY, P. 1983a. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53:209-233.
- COLEY, P. 1983b. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology* 64:426-433.

- COLEY, P.D. & BARONE, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:305-335.
- COLEY, P., BRYANT, J. & CHAPIN, F. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895-899.
- CRANKSHAW, R.S. & LANGENHEIM, J.H. 1981. Variation in terpenes and phenolics through leaf development in *Hymenaea* and its possible significance to herbivory. *Biochemical Systematics and Ecology* 9:115-125.
- CRAWLEY, M.J. 1983. *Herbivory*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- CRAWLEY, M.J. 1985. Reduction of oak fecundity by low-density herbivore populations. *Nature* 314:163-164.
- CRAWLEY, M.J. 1989. Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual Review of Entomology* 34:531-564.
- CRUZ, M. & DIRZO, R. 1987. A survey of the standing levels of herbivory in seedlings from a Mexican Rain Forest. *Biotropica* 19:98-106.
- DENSLOW, J.L. & HARTSHORN, G.S. 1994. Tree-fall gap environments and forest dynamic processes. In: *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rainforest* (I. McDade & A. Lucinda ed.). The University of Chicago Press, Chicago, p.120-127.
- EHRLÉN, J. 1995a. Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. I. Herbivory and individual performance. *Journal of Ecology* 83:287-295.
- EHRLÉN, J. 1995b. Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. II. Herbivory and population dynamics. *Journal of Ecology* 83:297-308.
- FILIP, V., DIRZO, R., MAASS, J.M. & SARUKHÁN, J. 1995. Within- and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican Tropical Deciduous Forest. *Biotropica* 27:78-86.
- JANZEN, D.H. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology* 54:687-708.
- LEITE, A.M.C. & SALOMÃO, A.N. 1992. Estrutura populacional de regenerantes de Copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf.) em mata ciliar do Distrito Federal. *Acta Botanica Brasilica* 6:123-134.
- LIEBERMAN, D. & LIEBERMAN, M. 1984. Causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. *Biotropica* 16:264-268.
- MARQUIS, R. 1987. Variación en la herbivores foliar y su importancia selectiva en *Piper arieianum* (Piperaceae). *Revista Biología Tropical* 35:133-149.
- NASCIMENTO, M.T. & HAY, J.D. 1993. Intraspecific variation in herbivory on *Metrodorea pubescens* (Rutaceae) in two forest types in central Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 53:143-153.

- NASCIMENTO, M.T. & HAY, J.D. 1993. Intraspecific variation in herbivory on *Metrodorea pubescens* (Rutaceae) in two forest types in central Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 53:143-153.
- NAVA, R.V. & AMO del R., S. DEL 1985. Variación del grado de daño en las hojas de estados juveniles de tres especies primarias. In *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Vera Cruz, Mexico*. Volumen II (A. Gomez-Pompa & S. del Amo R., ed.). Editorial Alhambra Mexicana S.A., Mexico, D.F., p.299-311.
- NÚÑEZ-FARFÁN, J. & DIRZO, R. 1985. Herbivoría y sucesión en una selva alta perennifolia. In *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Vera Cruz, Mexico*. Volumen II (A. Gomez-Pompa & S. del Amo R., ed.). Editorial Alhambra Mexicana S.A., Mexico, D.F., p.313-331.
- REITZ, P.R. 1977. *Flora ilustrada catarinense - Myrtaceas*. Parte 1. Raolino Reitz (ed), Itajaí.
- ROSENTHAL, J.P. & KONATEN, P.M. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Tree* 9:145-148.
- SILVEIRA, M. 1993. *Estrutura vegetacional em uma topossequência no Parque Estadual "Mata dos Godoy"*. Londrina, PR. Tese de mestrado. Universidade Federal do Paraná. Curitiba.
- WOLDA, H. 1978. Fluctuations in abundance of tropical insects. *American Naturalist* 112:1017-1045.

Capítulo 8

Tolerância à inundação em *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae): aspectos metabólicos.

ABSTRACT - (Flooding tolerance in *Camponanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae): metabolic aspects). *Camponanesia xanthocarpa* plants were kept in both well drained and flooded soil in the greenhouse in order to measure oxygen absorption, liberation of carbon dioxide, ethanol, malate and lactate level in the roots and nutrient content, stomatal conductance, photosynthesis and carbon dioxide concentration in the leaves. Flooding reduced the oxygen absorption rate carbon dioxide liberation. Normal rate were observed after of the plants were returned to the well drained soil. Ethanol, malate and lactate levels did not vary. Macro and micronutrients content, stomatal conductance and photosynthesis decreased in the flooded plants. The nutrient level tended to increase with the re-aeration of the plants. The concentration of carbon dioxide in the leaves did not vary with flooding. The results indicated that the flood-tolerance strategy of the species was related to a reduction of the metabolic rate without incurring in irreversible damage to the metabolic apparatus, which allows the species to re-establish normal metabolic levels after the end of the flooding.

RESUMO - (Tolerância à inundação em *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae): aspectos metabólicos). Visando conhecer o mecanismo de tolerância à inundação de *C. xanthocarpa*, plantas foram mantidas em solo bem drenado e alagado em casa de vegetação. Determinou-se a absorção de oxigênio, liberação de gás carbônico, nível de etanol, malato e lactato nas raízes e o conteúdo de nutrientes, condutância estomática, taxa fotossintética e concentração de gás carbônico nas folhas. Observou-se redução na taxa de absorção de oxigênio e liberação de gás carbônico com o alagamento, que voltaram às taxas normais após o retorno das plantas para solo bem drenado. Os níveis de etanol, malato e lactato não variaram. O conteúdo dos macronutrientes e micronutrientes analisados, a condutância estomática e a taxa fotossintética diminuíram nas plantas alagadas. Os níveis de nutrientes tenderam a aumentar com a reaeração das plantas. A concentração de gás carbônico das folhas não variou com a inundação. Os resultados indicam que a estratégia da espécie para tolerar períodos de inundação, está relacionada a uma redução da taxa metabólica sem ocorrer danos irreversíveis no metabolismo, possibilitando que a espécie restabeleça os níveis metabólicos normais após o fim do alagamento.

Key words - Aerobic respiration, *Campomanesia xanthocarpa*, flooding tolerance, hypoxia, , nutrients, photosynthesis rate, stomatal conductance

Introdução

A maioria das comunidades de plantas arbóreas naturalmente inundadas ocorre nas regiões tropicais e subtropicais, margeando os rios, tornando-se as espécies destas comunidades importantes para estudos que venham a subsidiar projetos de recomposição de matas ciliares. No entanto, pouco se sabe sobre os mecanismos que estas espécies apresentam para sobreviver nestas condições (Joly & Crawford 1982).

Para as plantas, o primeiro estresse imposto pelo alagamento é a diminuição nas trocas gasosas entre o solo e a atmosfera, uma vez que a resistência difusiva dos gases é aproximadamente 10.000 vezes maior na água do que no ar (Armstrong et al. 1994). Logo, com a inundaç o o ambiente torna-se anaer bico, levando as ra zes a uma situa o de estresse, fazendo com que as plantas respondam a esta condi o com maior ou menor efici ncia, o que determina a distin o entre esp cies tolerantes e intolerantes.

Com a exaust o do oxig nio, receptor final de el tron da respira o aer bia, o sistema de transporte de el trons e o ciclo dos  cidos tricarb xicos s o bloqueados. Em fun o disto a capacidade respirat ria das ra zes de plantas alagadas   rotineiramente usada como um indicador da viabilidade do sistema de ra zes, e tamb m da integridade do aparelho respirat rio (Kennedy et al. 1992). Sob condi es anaer bias, muitas vezes a produ o de ATP torna-se dependente do metabolismo fermentativo (Davies 1980). Kennedy et al. (1992) e Joly (1994), tentam explicar a adapta o das plantas ao alagamento em termos metab licos, especialmente considerando as varia es nas s nteses de etanol, malato e lactato.

Um mecanismo de respostas metab licas   hipoxia e anoxia comum entre as esp cies, que confira toler ncia, n o foi identificado. Diversas estrat gias t m sido propostas, como a da acelera o da glic lise para compensar a baixa produ o de ATP pela via fermentativa, envolvendo lactato e etanol (Keeley & Franz 1979, Hook & Denslow 1987) e a da via alternativa, onde o malato, que n o   fitot xico, seria produzido (McManmon & Crawford 1971). Esta  ltima foi amplamente discutida por autores como Smith & apRees (1979), que questionaram a baixa produ o energ tica por esta rota. No entanto, Joly (1994) estudando esp cies arb reas tropicais, sugere que no caso de alagamentos n o muito prolongados, o ac mulo de malato seria importante fonte de carbono, para quando houvesse o restabelecimento das condi es normais de aerobiose.

O decr scimo no potencial redox do solo provocado pelo alagamento, promove modifica es na pr pria din mica do solo (Dreyer 1994). Drew (1991) afirma que um dos principais efeitos fisiol gicos do alagamento do solo   a redu o na absor o dos  ons, que depende de energia vinda da respira o aer bia, e o transporte deste pelas ra zes, levando a uma defici ncia nutricional na parte a rea. Em um solo alagado o processo de nitrifica o   prejudicado, ficando o nitrog nio quase que somente na forma de am nia (Crawford 1992), al m disso  ons

potencialmente tóxicos tais como manganês e ferro reduzidos são acumulados. Muitas plantas não absorvem excessivamente estes íons pela oxidação da rizosfera (Crawford & Brändle 1996).

Os efeitos conhecidos do alagamento sobre as plantas, incluem além de respostas nas raízes, também respostas nas folhas, como decréscimo da condutância estomática e da fotossíntese líquida, que foi observado tanto em espécies tolerantes como intolerantes (Pezeshki 1993, Pezeshki et al. 1993, Dreyer 1994, Liao & Lin 1994, 1996). Entretanto, dados comparativos sobre a velocidade pela qual a condutância estomática e a fotossíntese líquida são diminuídas e a sua recuperação após remoção do alagamento ou sob alagamento contínuo é limitado (Pezeshki 1993). Com espécies arbóreas tropicais, estes estudos praticamente inexistem.

Uma das espécies mais frequentes em áreas alagáveis da Bacia do Rio Tibagi é *Campomanesia xanthocarpa*, que ocorre também em locais não alagáveis. No Parque Estadual Mata dos Godoy, PR, um dos remanescentes desta Bacia mais importante da região norte do estado, *C. xanthocarpa* apresentou maior densidade nas áreas alagáveis (Capítulo 4). A abundância desta espécie nestas áreas evidencia a importância de se estudar as estratégias adaptativas que esta espécie desenvolveu relacionadas ao alagamento, uma vez que este funciona como uma importante força seletiva agindo sobre as plantas. Com o objetivo de conhecer qual a estratégia metabólica que esta espécie desenvolveu em relação à inundação, procurou-se responder às seguintes questões: O padrão respiratório das raízes sofre modificações com o alagamento? A nutrição mineral, a condutância estomática e a taxa fotossintética são afetadas pelo alagamento?

Material e métodos

O estudo foi desenvolvido em casa de vegetação na Universidade Estadual de Londrina. As sementes de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) foram coletadas em árvores próximas de Londrina, PR (3 Km) distando cerca de 12 Km do Parque Estadual Mata dos Godoy. A espécie estudada é conhecida como gabirobeira ou gabiropa, sendo uma árvore de dossel de 10 a 20m de altura e comumente com um diâmetro de 30 a 50 cm. É seletiva higrófito e mesófito até heliófito, abundante em solo úmido, tais como depressões dos terrenos ou proximidade de rios (maiores informações sobre a espécie ver Reitz 1977).

Após retirada do fruto, lavagem e secagem, sementes de *C. xanthocarpa* foram colocadas para germinar em recipientes contendo 700g de substrato úmido constituído de 80% de terra e 20% de uma mistura de palha de grama, cama de frango, calcário e borra de café. A germinação processou-se em viveiro de mudas. Após 3 meses, as plantas foram levadas para casa de vegetação e juntamente com o substrato foram colocadas em vasos plásticos de 4 litros contendo solo peneirado e areia na proporção 3:1. Um mês após a aclimação das plantas em casa de vegetação, em delineamento inteiramente casualizado, deu-se início ao experimento submetendo-as aos

seguintes tratamentos: plantas mantidas em solo bem drenado (D); plantas cultivadas em solo alagado por 2 (A2), 10 (A10), 30 (A30), e 60 (A60) dias e plantas cultivadas em solo alagado por 30 dias seguidos de 10 (AD10) ou de 30 (AD30) dias bem drenado.

Metabolismo respiratório - raízes de 6 plantas de cada um dos tratamentos D, A30 e AD10, tiveram a absorção de O₂ e a liberação de CO₂ medidas pelo método manométrico de Warburg. Utilizaram-se segmentos apicais de raízes, com aproximadamente 1 cm de comprimento. As raízes foram lavadas em solução de HgCl₂ a 0,02% e em água destilada, depois foram enxutas e pesadas. Em cada frasco do Respirômetro de Warburg foram colocados 500mg de raiz, 2ml de tampão fosfato (0,05 M; pH=5,4) e sacarose 1%. Para se medir a absorção do O₂, foi adicionado no compartimento central de cada frasco 0,2 ml de KOH 14%. As medidas foram feitas a 25 ± 1°C a cada 10 minutos durante 3 horas, sempre após 15 minutos de estabilização do aparelho. Expressaram-se os resultados obtidos em µl de O₂ absorvido × g⁻¹ de massa fresca × hora⁻¹ e µl CO₂ liberado × g⁻¹ de massa fresca × hora⁻¹.

Determinação de etanol, lactato e malato - Para a determinação de etanol conforme Bernt & Gutman (1974), lactato conforme Gutman & Wahlefeld (1974a) e malato conforme Gutman & Wahlefeld (1974b), em 4 plantas de cada um dos tratamentos D, A2, A10 e A30, amostras de raízes foram coletadas, lavadas, cortadas em pequenos fragmentos e maceradas em almofariz de porcelana contendo meio de extração.

Meio de extração: os extratos brutos foram obtidos pela homogeneização de aproximadamente 0,5 g de raízes em 10 ml de HClO₄ 6% para desproteinização. Depois foram filtrados em gase e centrifugados a 4.400 g por 15 minutos em centrífuga refrigerada. A temperatura de todos os materiais e soluções usadas durante as operações da extração foi mantida entre 0 e 4°C.

O excesso de HClO₄ foi removido pela neutralização do sobrenadante com o acréscimo de 7 gotas de corante alaranjado de metila 5 mg/100 ml. Em seguida foi adicionado K₂CO₃ 5 M até mudança de cor (rosa para amarelo), em face da mudança de pH. Com o aumento do pH ocorreu a formação de perclorato de potássio, que após uma hora em geladeira foi decantado. O sobrenadante foi cuidadosamente removido, o volume aferido e as amostras congeladas para posterior análise.

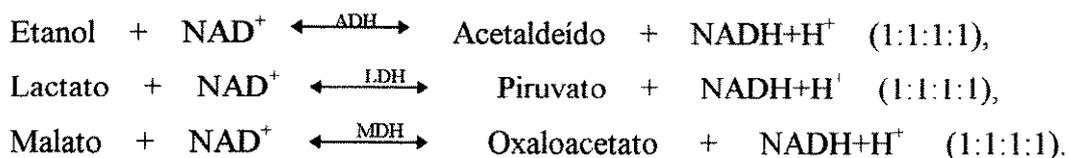
Meio de reação para determinação de etanol: após o descongelamento, adicionaram-se 0,2 ml da amostra a 2 ml de tampão difosfato de potássio com NAD⁺ 1,33 mg/ml e aldeído desidrogenase (AL-DH) 0,27 U, pH 9,0 e 0,2 ml de água. A reação foi iniciada pela adição de 0,04 ml de desidrogenase alcoólica (ADH) 7000 U.

Meio de reação para determinação de lactato: após o descongelamento, adicionaram-se 0,8 ml da amostra a 1ml de tampão glicilglicina com 15 mg de ácido glutâmico pH 10,0, 0,1 ml de NAD⁺ liofilizado (35 mg/ml), 0,2 ml de água destilada e 0,02 ml de glutamato-piruvato transferase

(GPT) 1100 U. A reação foi iniciada pela adição de 0,02 ml de lactato desidrogenase (LDH) 3800 U.

Meio de reação para determinação de malato: após o descongelamento, adicionaram-se 0,5 ml da amostra a 1 ml de tampão glicilglicina com 15 mg de ácido glutâmico pH 10,0, 0,2 ml de NAD^+ liofilizado (35 mg/ml), 0,5 ml de água destilada e 0,01 ml de glutamato oxaloacetato transaminase (GOT) 160 U. A reação foi iniciada pela adição de 0,01 ml de malato desidrogenase (MDH) 2400 U.

Conhecendo-se a variação na absorvância a 340 nm ocasionada pela redução do NAD^+ , as quantificações de etanol, lactato e malato foram feitas enzimaticamente em espectrofotômetro UV-Vis-Shimadzu mod. 1203, com base na estequiometria proporcional das seguintes reações:



Análise do conteúdo de nutrientes nas folhas - Contendo uma mistura de folhas de seis plantas por amostra, 3 amostras de cada um dos tratamentos D, A60 e AD30, foram submetidas a análise de N, P, K, Ca, Mg, Cu, Zn, B e Mn. O preparo das amostras, as extrações e as determinações analíticas foram realizados no Laboratório de Solos e Tecido Vegetal do IAPAR, Londrina, PR, seguindo metodologia utilizada nos trabalhos de rotina em tecido vegetal, descrito por Miyazawa et al. (1992). O nitrogênio foi determinado por espectrofotômetro de absorção com solução de indofenol. Determinou-se o fósforo colorimetricamente com azul de molibdênio e o potássio por espectrofotometria de chama. Cálcio, magnésio, cobre, zinco e manganês foram determinados com espectrofotômetro de absorção atômica e o boro por calorimetria com azometine-H.

Trocas gasosas nas folhas - A partir do ápice, folhas do terceiro par totalmente expandido de 6 plantas, de cada um dos tratamentos D, A2, A10 e A30 tiveram as trocas gasosas medidas com um analisador de gases por infravermelho portátil (LI-Cor, modelo LI6200). As medidas iniciaram-se as 9:00 horas e tiveram uma radiação fotossinteticamente ativa média de 635 $\mu\text{moles} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (EP=33,6), temperatura média das folhas de 29,36°C (EP=0,34) e temperatura média do ambiente de 29,86°C (EP=0,25), com $n = 6$. Para diminuir ainda mais os efeitos das variações das condições abióticas no momento das leituras sobre os tratamentos, as determinações foram feitas em 6 etapas, tomando-se a cada uma delas, medidas de folhas de cada um dos tratamentos.

As análises estatísticas de todos os parâmetros avaliados, basearam-se na análise de variância (ANOVA), e as médias foram comparadas pelo teste “a posteriori” de Tukey a um nível de significância de 5%. As linhas verticais apresentadas nos gráficos indicam a diferença mínima significativa (DMS).

Resultados

Após trinta dias de alagamento, as raízes de *C. xanthocarpa* apresentaram declínio da capacidade respiratória, com redução de aproximadamente 50% na absorção de oxigênio e na liberação de gás carbônico. Nas plantas que foram retornadas para solo bem drenado por dez dias, a respiração voltou a ser igual à daquelas mantidas permanentemente em solo bem drenado (Figura 1).

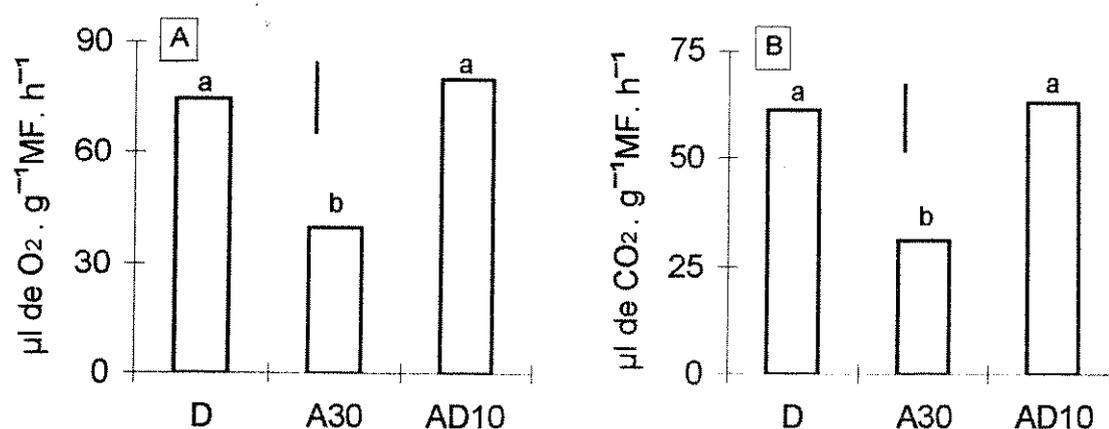


Figura 1. Absorção de oxigênio (A) e liberação de gás carbônico (B), por raízes de plantas de *Campomanesia xanthocarpa* mantidas em solo bem drenado (D), alagado por 30 dias (A30), e alagado por 30 dias seguido de 10 dias bem drenado (AD10). MF = massa fresca. Barras seguidas de uma mesma letra, não diferem pelo teste de Tukey, as linhas verticais significam as DMS ($P \leq 0,05$, $n=6$).

O alagamento não provocou variações significativas no conteúdo de etanol, malato e lactato das raízes em nenhum dos períodos analisados (Figura 2).

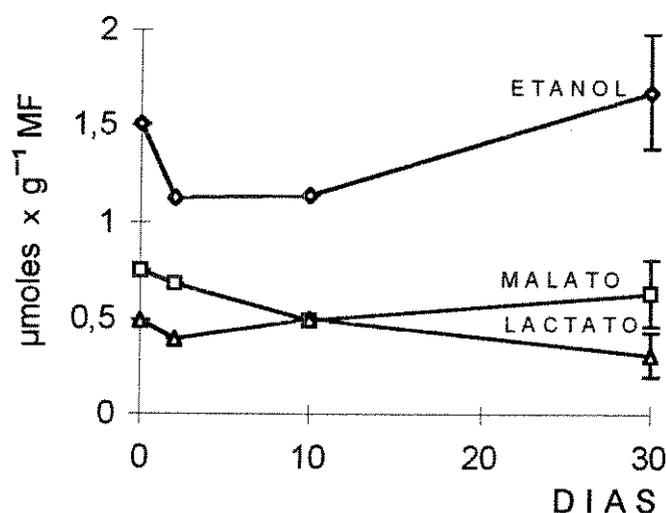


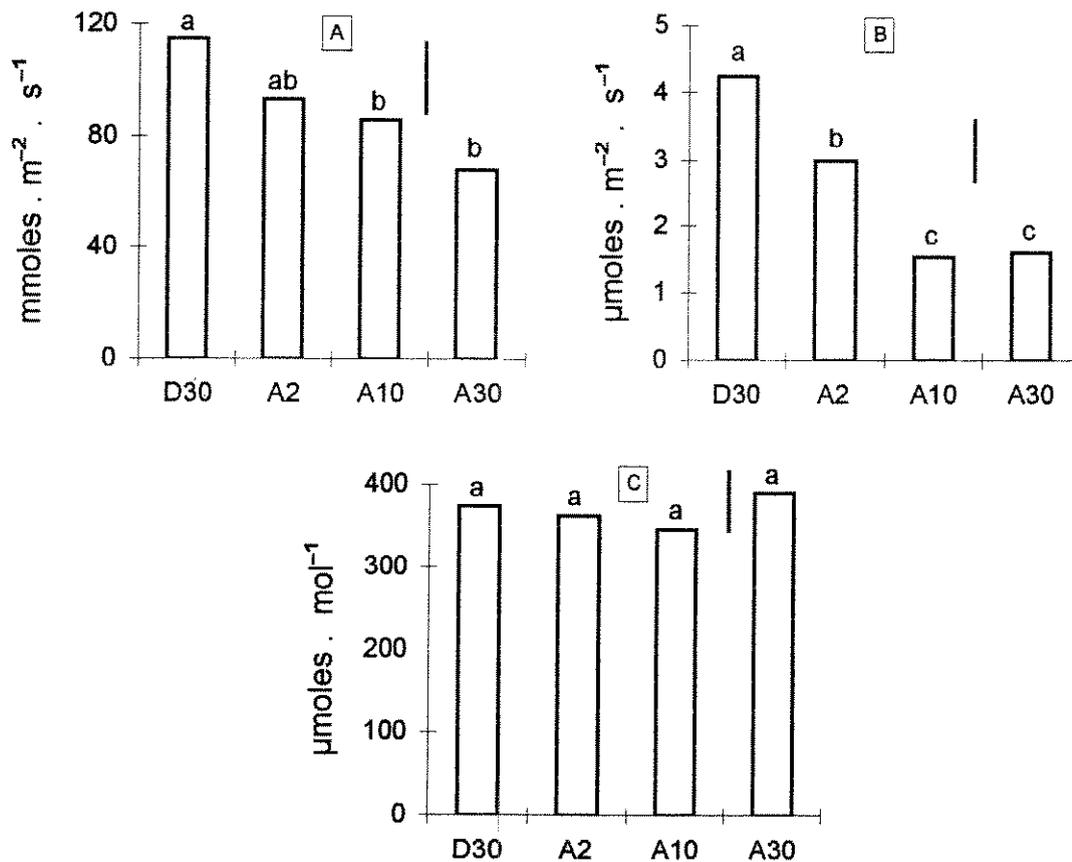
Figura 2. Conteúdo de etanol, malato e lactato em raízes de plantas de *Campomanesia xanthocarpa* mantidas em solo bem drenado e submetidas a 2, 10 e 30 dias de inundação. As linhas verticais significam as DMS ($P \leq 0,05$, $n=4$)

Nas folhas das plantas de *C. xanthocarpa* submetidas à inundação por 60 dias, os conteúdos dos macronutrientes N, P, K, Ca e Mg e dos micronutrientes Cu, Zn, B e Mn, foram reduzidos significativamente (Tabela 1). Com exceção do fósforo que apresentou a maior redução (76,9%), as porcentagens de reduções foram maiores para os micronutrientes. As plantas que permaneceram alagadas por 30 dias e depois foram retornadas para solo bem drenado por mais 30 dias, apresentaram uma tendência de recuperação nutricional para todos os íons analisados, embora na maioria dos casos não tenha sido estatisticamente significativo (Tabela 1).

Tabela 1. Concentração de nutrientes em folhas de plantas de *Campomanesia xanthocarpa* mantidas em solo bem drenado (D), alagado por 60 dias (A), e alagado por 30 dias seguido de 30 dias bem drenado (AD). Médias seguidas de pelo menos uma letra igual nas linhas, não diferem pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$, $n=3$)

Nutrientes	D	A	AD	Redução de D para A	Aumento de A para AD
	$g \times 100 g^{-1}$			%	
N	1,34 a	0,82 b	0,92 b	39,0	12,6
P	0,35 a	0,08 b	0,10 b	76,9	21,2
K	1,73 a	1,12 b	1,26 b	35,3	12,5
Ca	1,61 a	0,81 b	1,08 b	49,4	33,2
Mg	0,26 a	0,17 b	0,20 ab	35,0	21,6
	$\mu g \times g^{-1}$			%	
Cu	7,50 a	3,37 b	3,83 b	55,1	13,6
Zn	29,90 a	14,07 b	15,07 b	52,9	7,1
B	77,73 a	33,60 c	40,17 b	56,8	19,6
Mn	278,83 a	98,77 b	116,43 b	64,6	17,9

Em *C. xanthocarpa* o alagamento provocou redução na condutância estomática e na fotossíntese líquida, sendo que a concentração interna de CO_2 nas folhas não variou (Figuras 3). As condições de hipoxia apresentaram um efeito maior sobre a taxa fotossintética, pois enquanto a condutância estomática reduziu 19, 25 e 40% após 2, 10 e 30 dias respectivamente, a fotossíntese líquida reduziu 29, 63 e 62%.



Figuras 3. Condutância estomática (A), taxa fotossintética líquida (B) e concentração interna de CO₂ nas folhas (C), de plantas de *Campomanesia xanthocarpa* mantidas em solo bem drenado (D) e alagado por 2 (A2), 10 (A10) e 30 (A30) dias. Barras seguidas de uma mesma letra, não diferem pelo teste de Tukey, as linhas verticais significam as DMS (P ≤ 0.05, n = 6).

Discussão

Em plantas alagadas de *C. xanthocarpa* o decréscimo do consumo de oxigênio nas raízes acompanhado pela redução na liberação de gás carbônico e também pela manutenção dos níveis de etanol, malato e lactato, indicam uma adaptação envolvendo menor gasto de reservas via redução da glicólise, mantendo uma respiração aeróbia parcial. Sendo assim, nesta espécie a produção de ATP não torna-se dependente do metabolismo fermentativo e também não acumula malato, a partir de uma aceleração da glicólise como verificado em outras espécies (McManmon & Crawford 1971, Hook & Denslow 1987, Joly 1994).

Possivelmente, as lenticelas hipertróficas e o aerênquima formados em *C. xanthocarpa* quando alagados (Capítulo 9), devem contribuir na difusão de oxigênio para as raízes manterem parcialmente a respiração aeróbia. Uma vez que esta espécie não acumula etanol quando em condições de inundação por dois e dez dias, tempo insuficiente para que ocorra as modificações anatômicas, é possível que a importância das lenticelas para liberação de produtos voláteis tóxicos

sejam menor. Diferentemente do que foi observado por Tsukahara & Kozlowski (1985) trabalhando com *Plantanus occidentalis*.

A adaptação de redução da glicólise proposta para *C. xanthocarpa* está de acordo com as sugestões de Schlüter et al. (1993), de que esta redução é importante por contribuir para a sobrevivência de plantas a um biótopo hipóxico, visto que este é um processo que permite um pequeno ganho de energia às custas de um consumo relativamente alto de reservas. Além disso, na ausência de oxigênio podem ocorrer fermentações etanólica e láctica, provocando toxicidades para os tecidos.

A recuperação da respiração aeróbia após o retorno das plantas de *C. xanthocarpa* para solo bem drenado, indica que se houve danos no aparelho respiratório com o alagamento, estes não foram irreversíveis. Isto é corroborado pelo o não acúmulo de produtos tóxicos como etanol e lactato, que poderiam ser responsáveis por danos às membranas e mitocôndrias. No caso da fermentação etanólica os danos são maiores com o término da inundação, pois o etanol pode reagir com o peróxido de hidrogênio numa reação catalisada pela catalase, formando acetaldeído, que é muito danoso às membranas celulares (Crawford & Brändle 1996).

Trabalhando com ervilha sob hipoxia, Vartapetian (1991) observou mudanças irreversíveis nas membranas e na capacidade oxidativa e fosforilativa das mitocôndrias. No entanto, Kennedy et al. (1992) afirmam que apesar das plantas superiores terem um absoluto requerimento de oxigênio para sustentar o metabolismo e crescimento, tecidos de plantas de algumas espécies podem tolerar determinados períodos de anoxia sem que danos irreversíveis ocorram. Esta afirmação está de acordo com os resultados apresentados por *C. xanthocarpa*.

Muito provavelmente, a queda na respiração aeróbia das raízes tem grande relação com a deficiência nutricional generalizada apresentada pelas folhas da espécie estudada. Nas raízes das plantas, o suprimento de energia pela respiração aeróbia para a atividade dos carregadores dos íons são claramente estabelecidos, afetando assim diretamente a nutrição mineral (Mukherjee et al. 1986).

Além da queda na respiração aeróbia, a deficiência nutricional das plantas em solo alagado pode também estar ligada à indisponibilidade de alguns nutrientes e à morte de parte das raízes (Hocking et al. 1987). No caso do P, em solo alagado sua disponibilidade pode aumentar (Patrick & Mahapatra 1968, Kozlowski & Pallardy 1984). Desse modo, considerando que o P foi o íon que apresentou a maior deficiência em *C. xanthocarpa*, pode-se sugerir maior importância da redução do metabolismo aeróbio como responsável pela deficiência nutricional nesta espécie. Esta sugestão está de acordo com a recuperação da respiração aeróbia e do nível nutricional das plantas, após terem sido retornadas para solo bem drenado.

A diminuição da condutância estomática observada na espécie estudada, pode estar relacionada à deficiência nutricional das folhas, especialmente dos íons Ca^{++} e K^+ , que estão

envolvidos no funcionamento estomático. Resultados e sugestões semelhante foram apresentadas por Zhang & Davies (1986).

Além da deficiência de íons, possivelmente variações nos níveis hormonais provocados pelo alagamento, principalmente aumento do ácido abscísico (ABA) e queda das citocininas, podem também estar interferindo no movimento estomático. Zhang & Davies (1986), Jackson & Hall (1987) e Neuman & Smit (1991) mostraram que o acúmulo de ABA nas folhas é o principal responsável pelo severo e prolongado fechamento estomático seguindo o alagamento. Já Selman & Sandana (1972) relatam que o fechamento estomático com o alagamento, pode ser devido a queda no nível de citocininas que são sintetizadas nas raízes. Isto foi sugerido, visto que a aplicação de citocininas em tomate sob hipoxia aumentou a abertura estomática.

O fechamento estomático e a queda na respiração aeróbia podem ser mecanismos de tolerância à inundação apresentados por *C. xanthocarpa*, uma vez que reduzem a demanda de água e nutrientes e entre estes os potencialmente tóxicos como o Fe^{++} e o Mn^{++} . Este último, por exemplo, não acumulou com o alagamento desta espécie. Jackson & Drew (1984) afirmam que o fechamento estomático é importante para o não acúmulo de Fe^{++} e Mn^{++} em plantas herbáceas alagadas.

Segundo Davies & Flore (1986) com o fechamento estomático, espera-se ocorrer diminuição na concentração interna de CO_2 , caso não haja outras causas limitando o metabolismo fotossintético. Sendo assim, a manutenção da concentração interna de CO_2 nas folhas em *C. xanthocarpa* quando alagada, indica que a queda na condutância estomática não é a única responsável pelo decréscimo da taxa fotossintética observada. O mesmo foi verificado e sugerido por Pezeshki (1993) estudando *Quercus lyrata* e *Quercus falcata* e por Liao & Lin (1996) trabalhando com melão sob condições de hipoxia. O alagamento pode limitar a taxa fotossintética também pela redução na atividade da Rubisco (Liao & Lin 1994, 1996), disfunções induzidas nos cloroplastos (Dreyer 1994) e redução no suprimento mineral para as folhas, em particular de N, P, K, Ca e Mg (Zhang & Davies 1986, Dreyer 1994, Mckelvin et al. 1995).

Possivelmente a significativa redução da taxa fotossintética apresentada por plantas de *C. xanthocarpa*, seja responsável por déficit de substrato para o metabolismo respiratório das raízes, com conseqüente deficiência nutricional devido à queda na absorção iônica. Se esta hipótese for verdadeira, pode-se sugerir que após o término do alagamento, uma vez que houve recuperação da respiração aeróbia e diminuição das deficiências nutricionais, provavelmente esta espécie apresente também uma recuperação da fotossíntese. Esta especulação é corroborada pela recuperação no desenvolvimento desta planta observado no Capítulo 9, uma vez que a fotossíntese tem um efeito direto sobre o crescimento das plantas.

Os resultados indicam que *C. xanthocarpa* apresenta redução do metabolismo como uma importante estratégia de tolerância à inundação temporária. Esta é uma das estratégias

desenvolvidas por determinadas espécies proposta por Crawford & Brändle (1996). O estudo com *C. xanthocarpa* indicou ainda que, após o fim do alagamento o metabolismo é restabelecido, possibilitando que esta espécie volte a se desenvolver normalmente, pois o aparelho respiratório e fotossintético parece não ser afetado de forma irreversível durante o período de hipoxia.

Referências bibliográficas

- ARMSTRONG, W., BRÄNDLE, R. & JACKSON, M.B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Act. Bot. Neerl.* 43:307-358.
- BERNT, E. & GUTMANN, I. 1974. Ethanol determination with alcohol dehydrogenase and NAD. In: *Methods of enzymatic analyses* (H.V. Bergmeyer, ed.). Academic Press, New York, vol.3, pp.1499-1502.
- CRAWFORD, R.M.M. 1992. Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. *Adv. Ecol. Res.* 23:93-185.
- CRAWFORD, R.M.M. & BRÄNDLE, R. 1996. Oxygen deprivation stress in a changing environment. *J. Exp. Bot.* 47:145-159.
- DAVIES, D.D. 1980. Anaerobic metabolism and the production of organic acids. In: *The biochemistry of plants* (D.D. Davies ed.). Academic Press Inc., New York, NY. vol 2, pp. 582-611.
- DAVIES, F.S. & FLORE, J.A. 1986. Short-term flooding effects on gas exchange and quantum yield of rabbiteye blueberry (*Vaccinium ashei* Reade). *Plant Physiol.* 81:289-292.
- DREW, M.C. 1991. Oxygen deficiency in the root environment and plant mineral nutrition. In: *Plant life under deprivation* (M.B. Jackson, D.D. Lambers eds.). SPB Academic Publishing, The Hague, p 303-316.
- DREYER, E. 1994. Compared sensitivity of seedlings from 3 woody species (*Quercus rubor* L., *Quercus rubra* L. and *Fagus sylvatica* L.) to water-logging and associated root hypoxia: effects on water relations and photosynthesis. *Ann. Sci. For.* 51:417-429.
- GUTMAN, I. & WAHLEFELD, A.W. 1974a. L(+)-lactate determination with lactate dehydrogenase and NAD. In: *Methods of enzymatic analyses* (H.V. Bergmeyer, ed.). Academic Press, New York, vol.3, pp.1464-1468.
- GUTMAN, I. & WAHLEFELD, A.W. 1974b. L(-)-malate determination with malate dehydrogenase and NAD. In: *Methods of enzymatic analyses* (H.V. Bergmeyer, ed.). Academic Press, New York, vol.3, pp.1585-1589.
- HOCKING, P.J., REICOSKY, D.C. & MEYER, W.S. 1987. Effects of intermittent waterlogging on the mineral nutrition of cotton. *Pl. Soil.* 101:211-221.

- HOOK, D.D. & DENSLOW, S. 1987. Metabolic responses to four families of loblolly pine to two flood regimes. In: Plant life in aquatic and amphibious habitats (R.M.M. Crawford ed.). Oxford: Blackwell Scientific Publications. pp. 299-331.
- JACKSON, M.B. & DREW, M.C. 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In *Flooding and Plant Growth* (T.T. Kozłowski ed.). Academic Press, London. pp. 47-128.
- JACKSON, M.B. & HALL, K.C. 1987. Early stomatal closure in waterlogged pea plants is mediated by abscisic acid in the absence of foliar water deficits. *Plant Cell Env.* 10:121-130.
- JOLY, C.A. 1994. Flooding tolerance: a reinterpretation of Crawford's metabolic theory. *Proc. Royal Soc. Edinb.* 102: 343-354.
- JOLY, C.A., & CRAWFORD, R.M.M. 1982. Variation on tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. *J. Exp. Bot.* 33:799-809.
- KEELEY, J.E. & FRANZ, E.H. 1979. Alcoholic fermentation in swamp and upland populations of *Nyssa silvatica*: temporal changes in adaptative strategy. *The Amer. Nat.* 113:587-592.
- KENNEDY, R.A., RUMPHO, M.E. & FOX, T.C. 1992. Anaerobic metabolism in plants. *Plant Physiol.* 100:1-6.
- KOZŁOWSKI, T.T. & PALLARDY, S.G. 1984. Effects of flooding on water, carbohydrate, and mineral relations. In: *Flooding and plant growth* (T.T. Kozłowski ed.). Academic Press, London, p. 165-193.
- LIAO, C.T. & LIN, C.H. 1994. Effect of flooding stress on photosynthetic activities of *Momordica charantia*. *Plant Physiol. Biochem.* 32:479-485.
- LIAO, C.T. & LIN, C.H. 1996. Photosynthetic responses of grafted bitter melon seedlings to flood stress. *Env. Exp. Bot.* 36:167-172.
- McKELVLIN, M.R., HOOK, D.D. & McKEE, W.H. JR. 1995. Growth and nutrient use efficiency of water tupelo seedlings in flooded and well-drained soil. *Tree Physiol.* 15:753-758.
- McMANMON, M. & CRAWFORD, R.M.M. 1971. A metabolic theory of flooding tolerance: the significance of enzyme distribution and behavior. *New Phytol.* 70:299-306.
- MIYAZAWA, M., PAVAN, M.A. & BLOCH, M. 1992. Análise química de tecido vegetal. IAPAR, 17p (circular 74).
- MUKHERJEE, I., DRAKEFORD, D. & REID, D.M. 1986. ATPase activity of sunflower root membranes as affected by flooding. *Physiol. Plant.* 67:55-60.
- NEUMAN, D.S. & SMIT, B.A. 1991. The influence of leaf water status and ABA on leaf growth and stomata of *Phaseolus* seedlings with hypoxic roots. *J. Exp. Bot.* 42:1499-1506.
- PATRICK, W.H. & MAHAPATRA, I.C. 1968. Transformation and availability to rice of nitrogen and phosphorus in waterlogged soils. *Adv. Agron.* 20:323-359.

- PEZESHKI, S.R. 1993. Differences in patterns of photosynthetic responses to hypoxia in flood-tolerant and flood-sensitive tree species. *Photosynth.* 28:423-430.
- PEZESHKI, S.R., PARDUE, J.H. & DELAUNE, R.D. 1993. The influence of soil oxygen deficiency on alcohol dehydrogenase activity, root porosity, ethylene production and photosynthesis in *Spartina patens*. *Env. Exp. Bot.* 33:565-573.
- REITZ, P.R. 1977. Flora ilustrada catarinense - Myrtaceas. Parte 1. Raolino Reitz (ed), Itajaí.
- SCHLÜTER, U.B., FURCH, B. & JOLY, C.A. 1993. Physiological and anatomical adaptations by young *Astrocaryum jauari* Mart. (Arecaceae) in periodically inundated biotopes of Central Amazonia. *Biotropica* 25:384-396.
- SELMAN, I.W. & SANDANA, S. 1972. Growth responses of tomato plants in non-aerated water culture to foliar sprays of gibberellic acid and benzyladenine. *Ann. Bot.* 36:837-848.
- SMITH, A.M. & AP REES, T. 1979. Pathways of fermentation in the roots of marsh plants. *Planta* 146:327-334.
- TSUKAHARA, H. & KOZLOWSKI, T.T. 1985. Importance of adventitious roots to growth of flooded *Platanus occidentalis* seedlings. *Pl. Soil.* 88:123-132.
- VARTAPETIAN, B.B. 1991. Flood-sensitive plants under primary and secondary anoxia: ultrastructural and metabolic responses. In: *Plant life under oxygen deprivation* (M.B. Jackson, D.D. Davies & H. Lambers, ed.). SPB Academic Publishing. pp. 201-216.
- ZHANG, J. & DAVIES, W.J. 1986. Chemical and hydraulic influences on the stomata of flooded plants. *J. Exp. Bot.* 37:1471-1491.

Capítulo 9

Tolerância à inundação em *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae): aspectos anatômicos e de desenvolvimento.

ABSTRACT - Flooding tolerance in *Camponanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae): anatomical and development aspects). Plants were kept in well drained and flooded soil in the greenhouse to describe the anatomic and growth responses of *Camponanesia xanthocarpa* under flooding conditions. Hypertrophy was observed in the lenticels of the stem base in the flooded plants which also had a greater percentage of intercellular spaces and a greater bark thickness, however, the stem base was less thick. There was a reduction in the leaf area and in the leaf production and abscission increase with flooding. Relative growth rate (RGR) and net assimilation rate (NAR) were also smaller in the flooded plants. The effects on all the growth parameters analyzed were reversed after the end of flooding. Positive RGR and NAR the not mortality of the plants were kept in flooded soil and the recuperation of growth after the end of hypoxia show the tolerance of this species to periods of flooding, which agrees with its abundance in areas susceptible to flooding.

RESUMO - (Tolerância à inundação em *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae): aspectos anatômicos e de desenvolvimento). Visando descrever quais as respostas anatômicas e de crescimento de *C. xanthocarpa* em condições de inundação, plantas foram mantidas em solo bem drenado e alagado em casa de vegetação. Observou-se hipertrofia de lenticelas na base do caule de plantas alagadas que apresentaram também maior porcentagem de espaços intercelulares e maior espessura da casca, no entanto, a espessura da base do caule foi menor. Com o alagamento houve reduções da área foliar e da produção de folhas e aumentou a abscisão. A taxa de crescimento relativo (TCR) e a taxa assimilatória líquida (TAL), também foram menores nas plantas alagadas. Os efeitos sobre todos os parâmetros de crescimento analisados, foram revertidos após o fim da inundação. As TCR e TAL positivas, a não mortalidade de plantas alagadas e a recuperação do crescimento após o fim da hipoxia, mostram a tolerância desta espécie a períodos de alagamento, o que está de acordo com a sua abundância em áreas sujeitas a esta condição.

Key words - *Campomanesia xanthocarpa*, flooding tolerance, growth, hypoxia, morphological and anatomical modification

Introdução

A maior diversidade de ecossistemas sujeitos à inundação está nas regiões tropicais e subtropicais (Joly 1991), e muitos deles são ricos em espécies arbóreas importantes para recuperação de matas ciliares. Respostas de espécies arbóreas ao alagamento são complexas e podem variar com a idade, com a parte e com a fase em que as plantas se encontram (Broadfoot 1967, Rinne 1990). Sendo assim, pouco se sabe sobre os mecanismos de tolerância ao alagamento que estas espécies desenvolveram (Joly & Crawford 1982).

O solo, tornando-se hipóxico devido ao alagamento, leva as raízes a uma situação de estresse, fazendo com que as plantas respondam a esta condição com maior ou menor eficiência, permitindo a distinção entre espécies tolerantes e intolerantes (Armstrong et al. 1994). Os mecanismos de respostas ao alagamento, na maioria das vezes, têm sido estudados em espécies de hábito herbáceo e de regiões temperadas (Mazzoni-Viveiros & Luchi 1989). Nestas regiões, as inundações ocorrem no inverno, período de baixa atividade metabólica, diferentemente das regiões tropicais e subtropicais onde as inundações ocorrem no verão, período de alta taxa metabólica, com as plantas encontrando-se justamente na fase de crescimento. Isto vai ocasionar mecanismos mais complexos de tolerância à inundação (Joly 1991).

Comumente as plantas apresentam modificações morfológicas e anatômicas quando submetidas ao alagamento (Kozlowski 1984). A hipertrofia de lenticelas ocorre com freqüência em espécies lenhosas alagadas (Andersen et al. 1984, Pimenta et al. 1996, Kolb et al. 1998). Muitas vezes juntamente com as lenticelas hipertróficas ocorre a formação de aerênquima, estas modificações podem facilitar tanto a difusão de oxigênio da parte aérea para as raízes (Pezeshki et al. 1993) como a eliminação de produtos voláteis potencialmente tóxicos, como etanol e acetaldeído, que podem ser acumulados durante a hipoxia (Tsukahara & Kozlowski 1985, Joly 1991). Outra adaptação que se tem mostrado importante para as plantas tolerarem a inundação é o enraizamento adventício, que além de auxiliar na difusão de oxigênio, pode também auxiliar na sustentação da planta e aumentar a capacidade de absorção de água e nutrientes (Tsukahara & Kozlowski 1985). Entretanto, a importância das modificações morfológicas que ocorrem durante a inundação, têm sido amplamente discutidas, havendo controvérsias (Tripepi & Mitchell 1984, Tsukahara & Kozlowski 1985, Armstrong et al. 1994).

O efeito da hipoxia provocando queda na respiração aeróbia, no nível nutricional e na fotossíntese (Capítulo 8), são importantes fatores que podem afetar o crescimento das plantas em um ambiente alagado. Drew (1991) cita que o alagamento pode levar a uma redução diferenciada no crescimento da raiz e parte aérea, provocando muitas vezes redução na razão raiz/parte aérea, como observado por Tsukahara & Kozlowski (1985) e Yamamoto et al. (1995). O efeito sobre o crescimento reduz tanto a massa seca (Tsukahara & Kozlowski 1985, Nash & Graves 1993) como

também o comprimento da planta (Ewing 1996). Nas folhas, a excessiva umidade do solo pode levar a um retardamento no desenvolvimento e produção, causar clorose, abscisão e senescência (Zhang & Davies 1986, Nash & Graves 1993). Os efeitos do alagamento retardando o crescimento ocorrem principalmente em plantas intolerantes (Pimenta et al. 1996), mas também têm sido observado em plantas tolerantes a inundação (Tsukahara & Kozłowski 1985, Nash & Graves 1993).

Campomanesia xanthocarpa é uma espécie bastante freqüente nas áreas alagáveis da Bacia do Rio Tibagi. Num dos remanescentes mais importantes da região norte desta Bacia, o Parque Estadual Mata dos Godoy, esta espécie apresentou uma densidade bem superior nas áreas alagáveis comparada com as não alagáveis (Capítulo 4). O fato de *C. xanthocarpa* ser mais abundante nas áreas alagáveis, pode estar relacionado tanto com às estratégias metabólicas que esta espécie desenvolveu em condições de inundação (Capítulos 8) como também a modificações morfológicas e anatômicas induzidas pelo alagamento. Com o objetivo de descrever quais as respostas anatômicas e de crescimento desta espécie em condições de inundação, procurou-se responder às seguintes questões: *C. xanthocarpa* apresenta modificações morfológicas e anatômicas quando alagadas? Esta espécie tem seu crescimento alterado pela inundação?

Material e métodos

O estudo foi desenvolvido em casa de vegetação na Universidade Estadual de Londrina. As sementes de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) foram coletadas em árvores próximas de Londrina, PR (3 Km) distando cerca de 12 Km do Parque Estadual Mata dos Godoy. A espécie estudada é conhecida como gabirobeira ou gabiroba, sendo uma árvore de dossel de 10 a 20 m de altura e comumente com um diâmetro de 30 a 50 cm. É seletiva higrófito e mesófito até heliófito, abundante em solo úmido, tais como depressões dos terrenos ou proximidade de rios (maiores informações sobre a espécie ver Reitz 1977).

Para obtenção das plantas para o estudo anatômico e de crescimento, as sementes de *C. xanthocarpa* foram colocadas para germinar em recipientes contendo 700g de substrato úmido constituído de 80% de terra e 20% de uma mistura de palha de grama, cama de frango, calcário e borra de café. A germinação processou-se em viveiro de mudas. Após 3 meses, as plantas foram levadas para casa de vegetação e juntamente com o substrato foram colocados em vasos plásticos de 4 litros contendo solo peneirado e areia na proporção 3:1. Um mês após a aclimação das plantas em delineamento inteiramente casualizado, deu-se início ao experimento.

Para o estudo anatômico, utilizaram-se 18 plantas, sendo que 9 foram mantidas em solo bem drenado (D) e as outras 9 em solo alagado por 60 dias (A). Após este período de todas as plantas foram coletados segmentos da base do caule para confecção de lâminas permanentes. Os

materiais foram fixados em F.A.A. a 70%, desidratados, diafanizados e incluídos em paraplast (Johansen, 1940). Os blocos foram seccionados transversalmente às amostras, em secções de 12 μm , que foram coradas com azul de astra básica e montadas em bálsamo do Canadá. Todos os registros anatômicos foram efetuados em microscópio com lente ocular micrométrica, onde foram fotografados.

Em 5 plantas de cada tratamento, a partir das lâminas permanentes foram obtidas as porcentagens de espaços intercelulares do córtex, quantificada pelo método gravimétrico (Medri 1980). Para isto as lâminas foram projetadas e desenhadas em papel (50 cm^2) com auxílio de câmara clara acoplada ao microscópio. Foi medida a espessura da casca utilizando-se uma ocular micrometrada.

Para avaliação do crescimento vegetativo, as plantas foram divididas em 3 grupos de 9 plantas cada. O primeiro grupo foi mantido em solo bem drenado (D), o segundo em solo alagado por 60 dias (A) e o terceiro em solo alagado por 30 dias seguidos de 30 dias bem drenado (AD). Quizenalmente foi determinado o diâmetro da base do caule a 1 cm acima da superfície do solo com o auxílio de um paquímetro. A partir de medidas prévias de comprimento, largura e da área foliar de 100 folhas pelo método gravimétrico, foi determinado um fator de correção de 0,626 para determinação a cada 30 dias das áreas foliares totais das 9 plantas de cada tratamento. Além disso, de cada planta, quizenalmente foram anotadas o número total de folhas e as novas que apareceram durante o experimento. Com isto foi possível determinar o número de folhas que sofreram abscisão.

No início do experimento, 9 plantas foram separadas em raiz, caule e folha, colocadas para secar em estufa a 70°C por 72 horas, tempo suficiente para atingir peso constante e pesadas em balança semi-analítica, o mesmo foi feito ao final de 60 dias para todos os tratamentos. Com isto foi possível calcular a taxa de crescimento relativo (TCR) para raiz, caule, folha e planta inteira, utilizando-se a fórmula: $TCR = \ln MS_f - \ln MS_i / \text{tempo}$, onde MS_f é massa seca final e MS_i é massa seca inicial. A TCR expressa o crescimento como uma função do ganho de massa seca com o tempo. Com os dados de massa seca e área foliar total, determinou-se também a taxa assimilatória líquida (TAL) para as plantas dos diferentes tratamentos a partir da fórmula: $TAL = MS_f - MS_i / (A_{ff} - A_{fi}) \times \ln A_{ff} - \ln A_{fi} / \text{tempo}$, onde A_{ff} é área foliar final e A_{fi} é a área foliar inicial. A TAL é uma medida da eficiência das plantas como sistemas assimiladores.

As análises estatísticas de todos os parâmetros avaliados, basearam-se na análise de variância (ANOVA), e as médias foram comparadas pelo teste "a posteriori" de Tukey a um nível de significância de 5%. As linhas verticais apresentadas nos gráficos indicam a diferença mínima significativa (DMS). Para análise estatística, os dados em porcentagem foram transformados para arco seno da raiz quadrada da proporção.

Resultados

Nas plantas alagadas de *C. xanthocarpa* observou-se hipertrofia de lenticelas e aparecimento de aerênquima na base do caule (Figura 1 e 2). Nestas plantas a porcentagem de espaços intercelulares no parênquima cortical e a espessura da casca foram maiores que nas mantidas em solo bem drenado (Figura 3).

As plantas de *C. xanthocarpa* submetidas ao alagamento, apresentaram menor incremento da espessura da base do caule. Existiu uma tendência a aumentar esta espessura em plantas alagadas que retornaram para solo bem drenado (Figura 4).

As plantas alagadas apresentaram área foliar menor que as não alagadas. Após 60 dias a área foliar das plantas não alagadas aumentou 109%, enquanto que nas plantas permanentemente alagadas diminuiu 23% e naquelas que permaneceram alagadas por 30 dias seguidos de 30 dias em solo bem drenado não modificou. O alagamento provocou um acréscimo na abscisão e um decréscimo na produção de folhas. Comparadas com as permanentemente alagadas, as plantas que foram retornadas para solo bem drenado apresentaram uma tendência de ter menor abscisão e aumentaram significativamente a produção de folhas nos 15 dias finais do experimento (Figura 5).

C. xanthocarpa tem seu crescimento bastante reduzido com o alagamento, no entanto, apresentou recuperação após o fim deste (Figura 6). Com a hipoxia, a TCR foi reduzida 65% para as raízes, 37% para o caule, 67% para as folhas e 55% para a planta inteira. Com exceção do caule, as demais TCR analisadas nas plantas do tratamento AD aumentaram em relação às do tratamento A (Tabela 1). A TAL das plantas de *C. xanthocarpa* também foi bastante afetada com o alagamento, apresentando uma redução de 50% e assim como a TCR apresentou recuperação nas plantas que após alagadas foram retornadas para solo bem drenado.

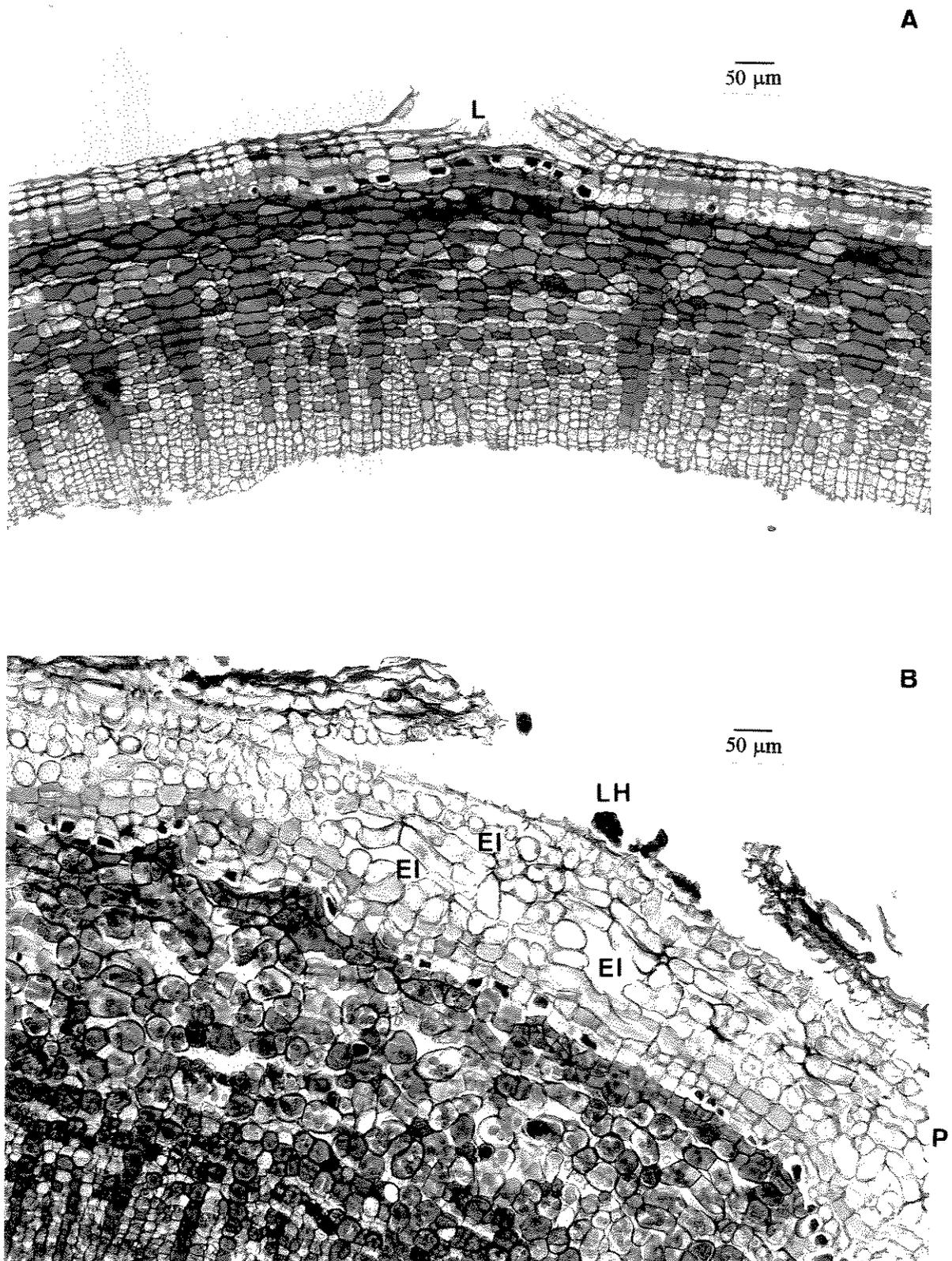


Figura 1. Secções transversais de córtex de bases de caules de plantas de *Campomanesia xanthocarpa* mantidas em solo bem drenado (A) e alagado por 60 dias (B). Lenticelas (L), lenticelas hipertróficas (LH), espaços intercelulares (EI), parênquima (P).

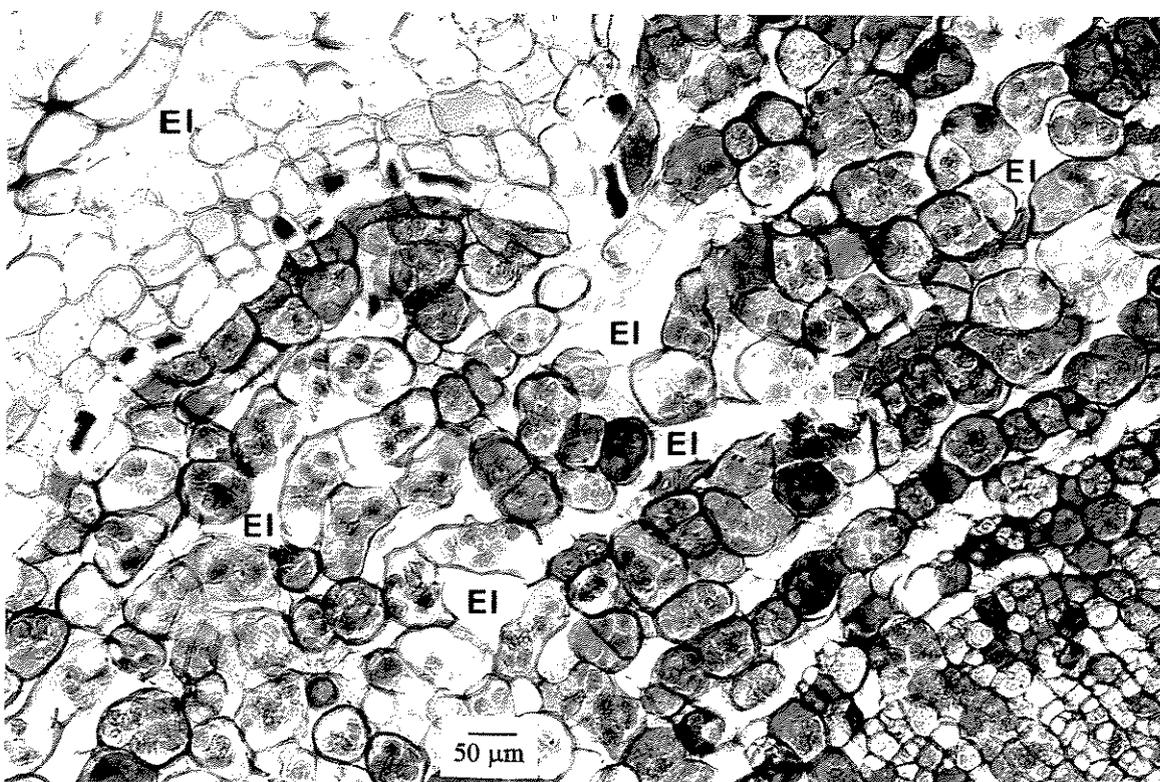


Figura 2. Detalhe da figura 1B, evidenciando os espaços intercelulares formado em plantas de *Campomanesia xanthocarpa* submetidas ao alagamento por 60 dias. Espaços intercelulares (EI).

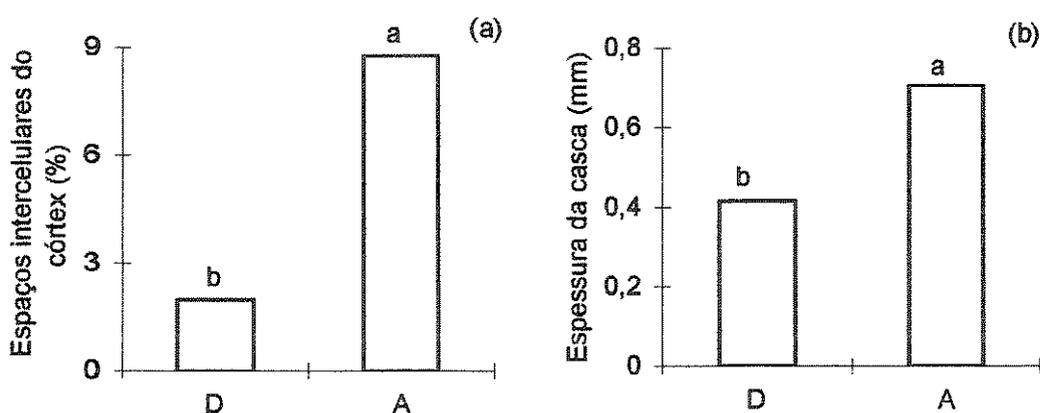


Figura 3. Porcentagem de espaços intercelulares do córtex (a) e espessura da casca (b) da base do caule de plantas de *Campomanesia xanthocarpa* mantidas em solo bem drenado (D) e alagado por 60 dias (A). Barras seguidas por letras diferentes diferem pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$, $n=5$).

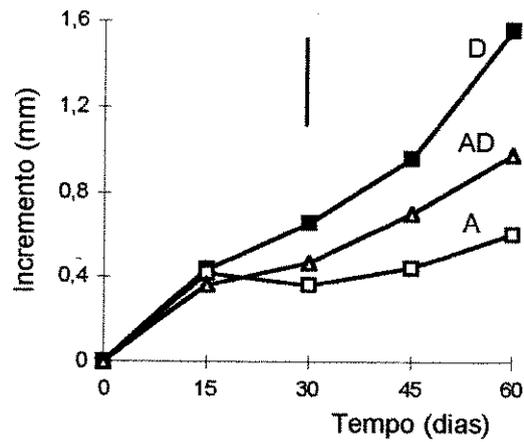
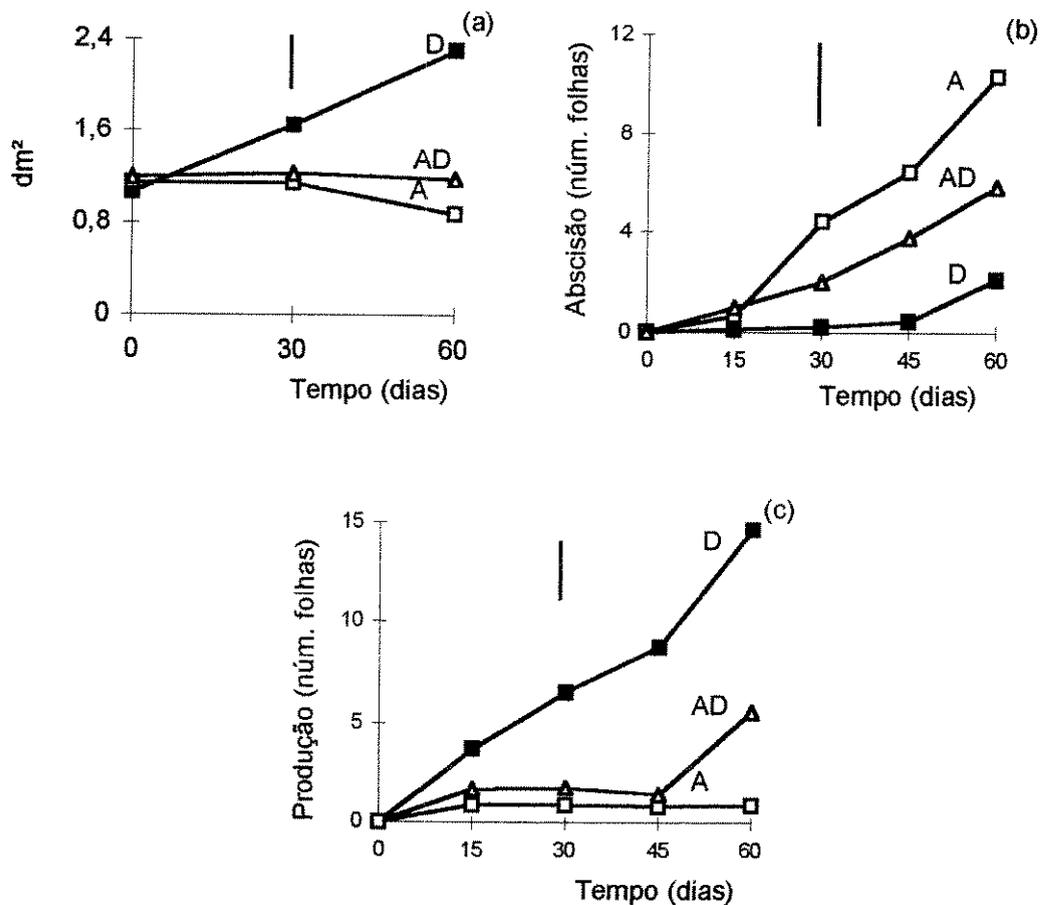


Figura 4. Incremento na espessura da base do caule de plantas de *Campomanesia xanthocarpa* mantidas em solo bem drenado (D), alagado por 60 dias (A) e alagado por 30 dias seguido de 30 dias bem drenado (AD). A linha vertical significa a DMS ($P \leq 0,05$, $n=9$).



Figuras 5. Área foliar (a), abscisão (b) e produção de folhas (c) de plantas de *Campomanesia xanthocarpa* mantidas em solo bem drenado (D), alagado por 60 dias (A) e alagado por 30 dias seguido de 30 dias bem drenado (AD). As linhas verticais significam as DMS ($P \leq 0,05$, $n=9$).

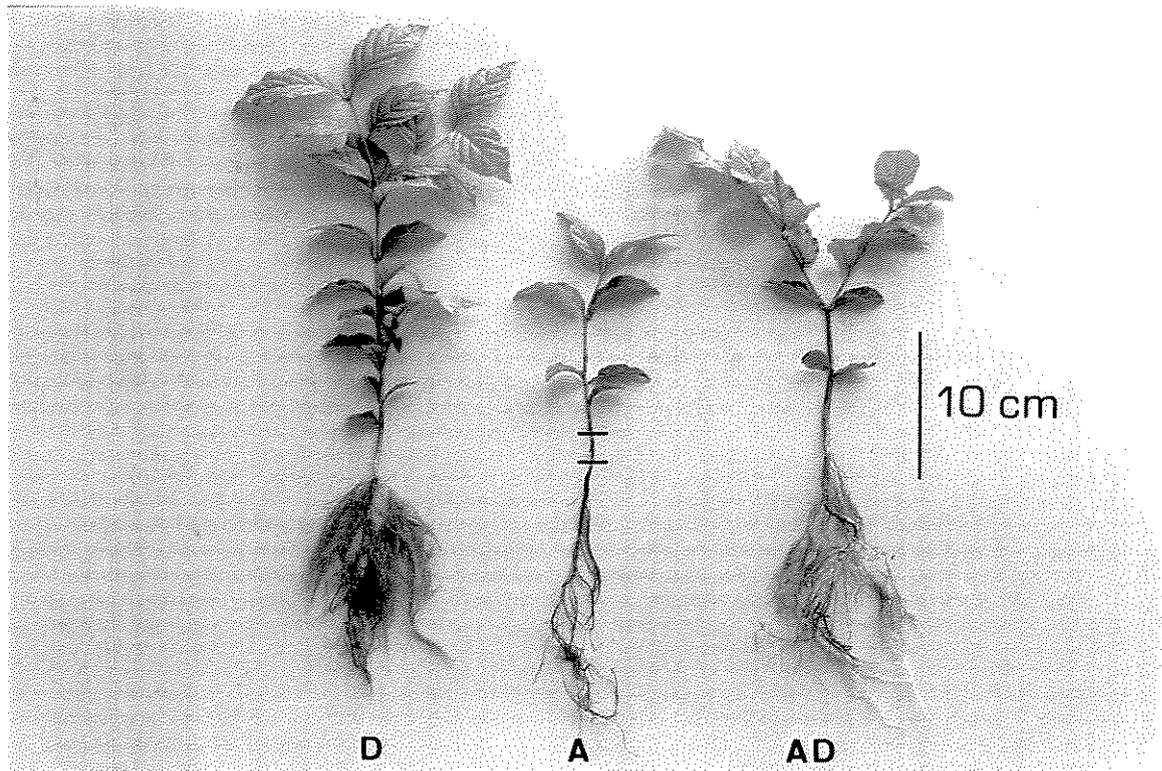


Figura 6. Plantas de *Campomanesia xanthocarpa* mantidas em solo bem drenado (D), alagado por 60 dias (A) e alagado por 30 dias seguido de 30 dias bem drenado (AD). O traço horizontal superior indica o nível da água e o inferior o nível do solo.

Tabela 1. Taxa de crescimento relativo (TCR) das raízes, caules, folhas e plantas inteiras, e taxa assimilatória líquida (TAL), de plantas de *Campomanesia xanthocarpa* mantidas em solo bem drenado (D), alagado por 60 dias (A) e alagado por 30 dias seguido de 30 dias bem drenado (AD). Médias seguidas de pelo menos uma letra igual nas colunas, não diferem pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$, $n=9$)

Tratamentos	raízes	TCR			TAL
		caule	folhas	planta inteira	
		mg . g ⁻¹ . dia ⁻¹			mg . dm ⁻² . dia ⁻¹
D	33,49 a	24,13 a	14,84 a	21,48 a	18,97 a
A	11,79 c	15,26 b	4,82 b	9,69 c	9,54 c
AD	18,30 b	16,49 b	10,21 a	13,57 b	12,38 b

Discussão

Alguns estudos com plantas alagadas, têm sugerido a importância das lenticelas hipertróficas (Kozłowski 1984, Joly 1991, Marques et al. 1996) e do aerênquima (Drew et al. 1985, Pezeshki et al. 1993) para a entrada e difusão de oxigênio para as raízes. Em plantas de *C. xanthocarpa* submetidas ao alagamento, é possível que a hipertrofia de lenticelas e o aumento dos espaços intercelulares na base do caule, tenham sido importantes no suprimento de oxigênio para manter uma taxa de respiração aeróbia parcial nas raízes das plantas desta espécie (Capítulo 8).

Têm sido sugerido que a formação de lenticelas hipertróficas e de aerênquima com o alagamento seja uma resposta às variações nos níveis de hormônios como as auxinas (Yamamoto & Kozłowski 1987) e o etileno (Larson et al. 1993, Pimenta et al. 1994, 1998).

A formação de aerênquima em plantas de *C. xanthocarpa* alagada possivelmente é de origem esquizógena, pois não foi observado vestígios de paredes de células nos materiais analisados. Sendo assim, o aerênquima nesta espécie se forma principalmente em função do aumento de tamanho e afastamento das células, levando a um acréscimo da espessura da casca. Formação de aerênquima originado por esquizogenia devido ao alagamento, foi observado em outras espécies arbóreas como *Joanesia princips*, *Spathodea campanulata* (Medri & Correa 1985) e *Jacaranda puberula* (Pimenta et al. 1996).

Apesar de ter havido um aumento na espessura da casca, o diâmetro da base do caule diminuiu nas plantas alagadas de *C. xanthocarpa*. Estes resultados além de indicar que a casca representa relativamente pouco para o incremento no diâmetro da base do caule comparada ao cilindro central, também evidencia um marcante efeito da inundação sobre o crescimento desta espécie, afetando o espessamento deste cilindro.

O decréscimo na área foliar apresentado pelas plantas da espécie estudada quando alagadas, parece ser principalmente uma resposta a maior abscisão de folhas e a menor produção de outras novas. Nash & Graves (1993) estudando quatro espécies arbóreas, observaram que o alagamento levou a uma menor área foliar, inclusive de espécies tolerantes como *Nyssa silvatica* e *Acer rubrum*. A abscisão e a queda na produção de folhas, foi um importante fator que contribuiu para a menor área foliar nestas espécies.

Os efeitos do alagamento sobre a área foliar, abscisão e produção de folhas, podem ser reflexos da deficiência de nutrientes e queda na condutância estomática e taxa fotossintética apresentada por *C. xanthocarpa* quando alagadas (Capítulo 8). Drew (1991) relata que o fato do alagamento reduzir a absorção e transporte de íons resultando num estresse mineral na parte aérea, geralmente é acompanhado de senescência e abscisão prematura de folhas. Além disso, Zhang & Davies (1986) sugeriram que a queda na condutância estomática seria uma das principais causas

responsável pela restrição na produção de folhas e senescência acelerada em plantas de *Pisum sativum*.

Os resultados da TCR e TAL mostram que o alagamento tem um grande efeito sobre o acúmulo de massa seca na espécie estudada. A significativa redução da TCR das raízes pode ter sido tanto em função de uma diminuição no processo de produção de raízes novas, como morte de raízes que já existiam. Resultados e sugestões semelhantes foram apresentados em estudos com *Platanus occidentalis* (Tsukahara & Kozlowski 1985), *Mangifera indica* (Larson & Schaffer 1991) e *Alnus japonica* (Yamamoto et al. 1995). O decréscimo na TCR das folhas de *C. xanthocarpa* é resultado pela grande abscisão de folhas e baixa produção de outras novas, assim como observado por Will et al. (1995) em plantas de *Acer rubrum* alagadas.

A marcante redução da TAL quando submetida à hipoxia, indica uma queda na eficiência das plantas de *C. xanthocarpa* como sistemas assimiladores. Diminuição da TAL em plantas tolerantes alagadas também foi observado por Nash & Graves (1993) em *Nyssa silvatica* e *Acer rubrum*.

Uma análise conjunta do decréscimo na taxa fotossintética (Capítulo 8), na área foliar e na TAL apresentada por *C. xanthocarpa* quando alagada, evidencia que a inundação além de afetar intrinsecamente a fotossíntese, provoca também uma efeito sobre a dimensão do aparelho assimilador. Isto, assim como foi observado, vai ter um efeito negativo sobre o crescimento de todas as partes da planta.

Durante sessenta dias de inundação, o crescimento de *C. xanthocarpa* não mostrou nenhum sinal de recuperação. Isto pode estar relacionado ao fato desta espécie não ter como estratégia de tolerância grandes modificações morfológicas e anatômicas, como por exemplo muita produção de raízes adventícias ricas em aerênquimas, que possibilitassem uma alta difusão de O₂ da parte aérea para as raízes. Também não foi observada nenhuma variação de rotas metabólicas para contribuir na manutenção da produção energética, como a aceleração da glicólise com fermentação alcoólica ou láctica (Capítulo 8). No entanto, esta espécie apresentou uma grande capacidade de recuperação do crescimento após o período de alagamento.

Crawford & Brändle (1996) relatam que muitas espécies de plantas produzem antioxidantes tais como ácido ascórbico, α -tocoferol e glutathione e com isto não sofre tanto com as injúrias pós-anoxia causadas pelas espécies de oxigênio reativo. Os resultados de recuperação imediata do crescimento indicam que *C. xanthocarpa* pode ser uma destas espécies.

Apesar da hipoxia ter afetado o crescimento de todas as partes das plantas de *C. xanthocarpa*, não foi observada morte de nenhum indivíduo durante ou após os 60 dias de alagamento. Na realidade o que se observou foi TCR e TAL positivas, que provavelmente foram mantidas graças à taxa fotossintética e à respiração aeróbia parciais das plantas alagadas (Capítulo 8), com esta última sendo talvez dependente do oxigênio difundido da parte aérea via lenticelas

hipertróficas e aerênquima. Estas observações e a recuperação do crescimento após o fim do alagamento, mostram a tolerância desta espécie ao alagamento temporário, o que está de acordo com a sua maior densidade em áreas alagáveis do Parque Estadual Mata dos Godoy (Capítulo 4) e sua frequência nas matas ciliares da Bacia do Rio Tibagi.

Referências bibliográficas

- ANDERSEN, P.C., LOMBARD, P.B. & WESTWOOD, M.N. 1984. Effect of root anaerobiosis on the water relation of several *Pyrus* species. *Physiol. Plant.* 62:245-252.
- ARMSTRONG, W., BRÄNDLE, R. & JACKSON, M.B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Act. Bot. Neerl.* 43:307-358.
- BROADFOOT, W.M. 1967. Shallow-water impoundment increases soil moisture and growth hardwoods. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 31:562-564.
- CRAWFORD, R.M.M. & BRÄNDLE, R. 1996. Oxygen deprivation stress in a changing environment. *J. Exp. Bot.* 47:145-159.
- DREW, M.C., SAGLIO, P.H. & PRADET, A. 1985. Higher adenylate energy charge and ATP/ADP ratios in aerenchymatous roots of *Zea mays* in anaerobic media as a consequence of improved internal oxygen transport. *Planta* 165:51-58.
- DREW, M.C. 1991. Oxygen deficiency in the root environment and plant mineral nutrition. In: *Plant life under deprivation* (M.B. Jackson, D.D. Lambers eds.). SPB Academic Publishing. pp 303-316.
- EWING, K. 1996. Tolerance of four wetland plant species to flooding and sediment deposition. *Env. Exp. Bot.* 36:131-146.
- JOHANSEN, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. Mc Graw-Hill, New York.
- JOLY, C.A. 1991. Flooding tolerance in tropical trees. In: *Plant life under oxygen stress* (M.B. Jackson, D.D. Davies & H. Lambers eds.). SPB Academic Publishing, The Hague, p. 23-34.
- JOLY, C.A., & CRAWFORD, R.M.M. 1982. Variation on tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. *J. Exp. Bot.* 33:799-809.
- KOLB, R.M., MEDRI, M.E., BIANCHINI, E., PIMENTA, J.A., GILONI, P.C. 1998. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. *Revta. brasil. Bot.* no prelo.
- KOZLOWSKI, T.T. 1984. Responses of wood plants to flooding. In: *Flooding and plant growth* (T.T. Kozłowski ed.). Academic Press, London. pp. 129-163.
- LARSON, K.D. & SCHAFFER, B. 1991. Flooding, leaf gas exchange, and growth of mango in containers. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 116:156-160.

- LARSON, K.D., SHAFFER, B. and DAVIES, F.S. 1993. Floodwater oxygen content, ethylene production and lenticel hypertrophy in flooded mango (*Mangifera indica* L.) trees. J. Exp. Bot. 260:665-671.
- MARQUES, M.C.M., PIMENTA, J.A. & COLLI, S. 1996. Aspectos do metabolismo e da morfologia de *Cedrela fissilis* Vell. e *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Bren. submetidas a diferentes regimes hídricos. Arq. Biol. Tecnol. 39: 385-392.
- MAZZONI-VIVEIROS, S.C. & LUCHI, A.E. 1989. Adaptações anatômicas. In Simpósio sobre mata ciliar (L.M. Barbosa, ed.). Fundação Cargil, Campinas, p.71-87.
- MEDRI, M.E. 1980. Anatomia comparada e correlações fisio-ecológicas de seis clones de *Hevea* sp. Tese de doutorado, Universidade do Amazonas e Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, Manaus, AM.
- MEDRI, M.E. & CORREA, M.A. 1985. Aspectos histológicos e bioquímicos de *Joannesia principis* e *Spathodea campanulata*, crescendo em solos na capacidade de campo, encharcado e alagado. Semina 6:147-154.
- NASH, L.J. & GRAVES, W.R. 1993. Drought and flood stress effects on plant development and leaf water relations of five taxa of trees native to bottomland habitats. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 118:845-850.
- PEZESHKI, S.R., PARDUE, J.H. & DELAUNE, R.D. 1993. The influence of soil oxygen deficiency on alcohol dehydrogenase activity, root porosity, ethylene production and photosynthesis in *Spartina patens*. Env. Exp. Bot. 33:565-573.
- PIMENTA, J.A, BIANCHINI, E. & MEDRI, M.E. 1998. Adaptations to flooding by tropical trees: morphological and anatomical modifications. In Ecophysiological strategies in xerophytic and amphibious plants of the neotropics (F.R. Scarano & A.C. Franco eds.). Series Oecologia Brasiliensis, vol. IV. PPGE-UFRJ. pp. 152-171.
- PIMENTA, J.A, MEDRI, M.E., BIANCHINI, E., MÜLLER, C., OKAMOTO, J.M., FRANCISCONI, L.M.J. & CORRÊA, G.T. 1996. Aspectos da morfoanatomia e fisiologia de *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) em condições de hipoxia. Revta. brasil. Bot. 19:215-220.
- PIMENTA, J.A., ORSI, M.M. & MEDRI, M.E. 1994. Aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de *Coleus blumei* (Benth.) submetido à inundação e à aplicação de ethrel e cobalto. Rev. Bras. Biol. 53:427-433.
- REITZ, P.R. 1977. Flora ilustrada catarinense - Myrtaceas. Parte 1. Raolino Reitz (ed), Itajaí.
- RINNE, P. 1990. Effects of various stress treatments on growth and ethylene evolution in seedlings and sprouts of *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. Scan. J. For. Res. 5:155-167.
- TRIPEPI, R.R. & MITCHELL, C.A. 1984. Stem hipoxia and root respiration of flooded maple and birch seedlings. Physiol. Plant. 60:567-571.

- TSUKAHARA, H. & KOZLOWSKI, T.T. 1985. Importance of adventitious roots to growth of flooded *Platanus occidentalis* seedlings. *Pl. Soil.* 88:123-132.
- WILL, R.E., SEILER, J.R., FERET, P.P. & AUST, W.M. 1995. Effects of rhizosphere inundation on the growth and physiology of wet and dry-site *Acer rubrum* (red maple) populations. *Am. Midl. Nat.* 134:127-139.
- YAMAMOTO, F. & KOZLOWSKI, T.T. 1987. Regulation by auxin and ethylene responses of *Acer negundo* seedlings to flooding of soil. *Env. Exp. Bot.* 27:329-340.
- YAMAMOTO, F., SAKATA, T. & TERAZAWA, K. 1995. Growth, morphology, stem anatomy, and ethylene production in flooded *Alnus japonica* seedlings. *Iawa J.* 16:47-59.
- ZHANG, J. & DAVIES, W.J. 1986. Chemical and hydraulic influences on the stomata of flooded plants. *J. Exp. Bot.* 37:1471-1491.

Considerações finais

A riqueza biológica das regiões tropicais e subtropicais está permanentemente ameaçada por uma rápida taxa de destruição de suas florestas, sendo assim, o entendimento biológico destas florestas é fundamental, podendo inclusive ajudar em ações relacionadas à preservação. Estas ações podem se guiadas, em parte, pelo conhecimento da ecologia populacional das espécies mais importantes, como é o caso de *C. xanthocarpa* para as florestas da Bacia do Rio Tibagi incluindo o Parque Estadual Mata dos Godoy.

O estudo da forma das plantas a partir das relações alométricas, mostrou que a espécie estudada apresenta uma notável plasticidade fenotípica, investindo mais no crescimento em diâmetro na área alagável e em aumento da área assimilatória em locais mais iluminados. Já nas áreas não alagáveis e nos locais menos iluminados a espécie apresentou um maior investimento em crescimento em altura. Esta plasticidade pode ser uma importante característica, que possibilita a ocorrência de *C. xanthocarpa* em toda a Bacia do Rio Tibagi em áreas com condições abióticas bem distintas, como por exemplo áreas alagáveis e não alagáveis. No caso das áreas alagáveis (com alta mobilidade do substrato), o maior investimento no crescimento em diâmetro deve ser uma estratégia ecológica para sobrevivência nestes locais.

As diferenças observadas na estrutura de tamanho e na dinâmica populacional de *C. xanthocarpa*, tanto temporal como espacialmente, foram em razão de variações numéricas de indivíduos menores. Na estrutura de tamanho as variações no número de plântulas (estádio efêmero) não afetaram a estabilidade das outras classes, sugerindo estabilidade desta estrutura ao longo do tempo. Quanto a dinâmica populacional, nas três áreas estudadas, as variações numéricas dos indivíduos menores provocaram valores de λ maiores e menores do que um, para amostragens anuais. Porém, assim como sugerido para a estrutura de tamanho, ao longo do tempo é possível que a população de *C. xanthocarpa* no Parque esteja estável.

Para todas as escalas analisadas a população de *C. xanthocarpa* apresentou padrão espacial agregado no Parque. Os principais responsáveis pela distribuição agrupada nas áreas amostradas também foram os indivíduos menores, que ocorreram em maior quantidade em locais mais iluminados. A população estudada apresentou mais agregada na área alagável, possivelmente em função da maior abundância de sítios favoráveis com menor cobertura, propiciando agrupamentos de jovem I. Isto é sugerido, visto que a área alagável apresentou maior número de parcelas com baixo índice de cobertura (Bianchini 1998).

Os diferentes graus de luminosidade dentro da floresta parecem também estar relacionado a variações na taxa e no padrão de crescimento de *C. xanthocarpa*. Durante o ano os indivíduos da área alagável, que é mais aberta, apresentaram maiores ganhos e perdas de ramos e folhas e aqueles

das parcelas mais sombreadas apresentaram maior taxa de crescimento em altura. Estes resultados reforçam a plasticidade observada na análise das relações alométricas.

Os estudos de dinâmica, estrutura espacial e crescimento mostraram que *C. xanthocarpa* é capaz de germinar sob o dossel, no entanto, o estabelecimento, sobrevivência e crescimento é influenciado pela luminosidade, com maior recrutamento em locais mais claros.

No Parque Estadual Mata dos Godoy a espécie estudada apresenta reprodução supranual e sua população tem uma marcante sincronia das fenofases, com pouca variação entre os indivíduos. Durante o estudo (três anos) a população apresentou grande reprodução em somente um dos anos, o que teve grande influência sobre sua estrutura e dinâmica.

A herbivoria não foi um fator importante afetando o crescimento e mortalidade dos indivíduos de *C. xanthocarpa*. Os resultados obtidos e as observações de campo indicaram que os herbívoros, que são principalmente insetos, pastam um pouco de cada indivíduo sem comprometer o sucesso deste na população. Este tipo de comportamento da herbivoria está de acordo com o fato da estrutura espacial da população ser agregada, não oferecendo dificuldades para o herbívoro encontrar os indivíduos desta espécie.

Somando-se às adaptações ecológicas observadas no estudo de alometria relacionadas com o alagamento, o fato de *C. xanthocarpa* ter maior densidade de indivíduos na área alagável do Parque Estadual Mata dos Godoy, com alta agregação de jovem I, indica que esta espécie apresenta também adaptações ecofisiológicas para tolerar períodos de alagamento. Isto foi confirmado nos estudos de tolerância à inundação, onde se observou como estratégia adaptativa ao alagamento a redução no metabolismo. No entanto, a taxa metabólica se manteve suficiente para propiciar uma baixa taxa de crescimento, que apresentou significativa recuperação após o fim do estresse.

A dispersão de sementes desta espécie se concentrou no final de novembro e início de dezembro de 1996, período em que não foi observado inundação da área alagável, o que possibilitou alta taxa de germinação. No entanto, muitos indivíduos recém germinados morreram devido ao alagamento ocorrido em janeiro de 1997, juntamente com outros indivíduos menores. A mortalidade de indivíduos maiores que 20 cm de altura em função da inundação foi muito baixa (observação pessoal), indicando um aumento da tolerância ao alagamento para os indivíduos maiores. Porém, considerando a observação de que a inundação não ocorre todo ano na área e que a mortalidade dos indivíduos menores não foi 100 %, pode-se sugerir que no próximo alagamento os indivíduos sobreviventes estejam mais desenvolvidos, portanto, com maior capacidade de tolerância. Todas estas interações auxiliam no entendimento da frequência desta espécie margeando os rios.

O fato desta espécie não sofrer maior mortalidade devido à herbivoria, ter desenvolvido estratégias tanto ecológicas como ecofisiológicas para tolerar alagamentos temporários e apresentar

diferentes formas de crescimento na área alagável comparada com a não alagável, são observações importantes que podem explicar a constante regeneração e a estabilidade da população de *C. xanthocarpa* no Parque Estadual Mata dos Godoy.

Os resultados apresentados e discutidos neste estudo, com suas diferentes abordagens, mostraram que *C. xanthocarpa* tem grande capacidade de se adaptar à diferentes condições ambientais, o que é um importante indicativo da potencialidade desta espécie para ser utilizada em programas de recuperação de áreas degradadas.

Para ampliar o conhecimento da ecologia populacional de *C. xanthocarpa* no Parque Estadual Mata dos Godoy, é importante continuar as avaliações para se ter resultados a longo prazo e também obter mais informações sobre as características físicas do microambiente em que a espécie se encontra. Resultados deste tipo são fundamentais para esclarecer melhor o(s) padrão(ões) de regeneração desta espécie. No entanto, as informações apresentadas neste estudo foram suficientes para compreender como *C. xanthocarpa* se comporta nas áreas alagáveis comparadas com as não alagáveis do Parque e também como vários aspectos da sua ecologia se interrelacionam.